PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Patrones de floración de *Brownea grandiceps* un árbol leguminoso de la Amazonía ecuatoriana

Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias Biológicas

ANDRÉS EDUARDO MELO BURBANO

Quito, 2018

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del Sr. Andrés Eduardo Melo Burbano ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Dr. Renato Valencia
Director de la Disertación
Quito, febrero de 2018

A mí madre

El motivo de seguir

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis se realizó con auspicio económico de la PUCE dentro del proyecto de investigación “Diversidad y dinámica de un bosque megadiverso de Yasuní”, código M13 373 y de la Dra. Bente Klittgaard, científica del Jardín Botánico de KEW, quien consiguió fondos complementarios dentro del proyecto, “Simpson’s Msc travel bursary”. La Dra. Klitgaard, especilista en *Brownea* y otras leguminosas, también ofreció valiosos comentarios que ayudaron a definir el enfoque de este estudio

Al Dr. Renato Valencia quien me dio la oportunidad de trabajar en el censo de las 25 primeras hectáreas de la gran parcela de estudio establecida en Yasuní, a la vez que me permitió realizar esta investigación. Además de sus correcciones en el trabajo escrito, su preocupación y consejos tanto en el aspecto académico como en el personal.

Al Dr. Rommel Montufar por colaborar con cámaras trampa que fueron muy útiles en este estudio. También al personal administrativo que trabaja en la Estación Científica Yasuní, en especial a Cecilia Fernández y Silvia Andino por su gestión que permitió la continuación de mí trabajo. En general a todo el personal de la estación por su apoyo y cariño brindados durante mi estancia.

Quiero agradecer de manera especial a Efren Merino y Javier Cuadros quienes me ayudaron en el trabajo de campo y compartieron sus experiencias mientras duró el censo. También a Nancy Gardwood, Margaret Metz, Renato Valencia y Milton Zambrano me proporcionaron la información tomada en las trampas de semilla durante 18 años. Mi admiración y agradecimiento a los trabajadores de campo que han colaborado con este proyecto por más de una década y por mostrarme otra cultura y forma de ver la vida. Finalmente, pero no menos importante, agradezco a mi familia, en especial a mí mami por el sustento continuo, a mis hermanas, por su apoyo y consejos y a mis amigos, en especial a Nicolás Zapata, Manuela Ormaza, Melanie Noboa, Edison Salazar, Andrea Fernández, Verónica Andrade y Alía Yépez por su amistad permanente, preocupación y ayuda sincera.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS……v

LISTA DE FIGURAS……....viii

LISTA DE TABLAS……...ix

LISTA DE ANEXOS……....x

1. RESUMEN……...1

2. ABSTRACT……2

3. INTRODUCCIÓN……...4

3.1. FLORACIÓN INTERANUAL…….....5

3.2. METODOLOGÍAS DE TRAMPAS Y OBSERVACIÓN DIRECTA: DIFERENCIAS Y COMPLEMENTARIEDAD……..7

3.3. FAUNA ASOCIADA A LAS FLORES Y SU TASA DE VISITA……10

3.4. OBJETIVOS…….....12

3.4.1 OBJETIVO GENRAL…….....12

3.4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS……..12

4. **MATERIALES Y MÉTODOS……....13**

4.1. ÁREA DE ESTUDIO……...13

4.2. METODOLOGÍA……..13

4.2.1. PATRÓN DE FLORACIÓN INTERANUAL…….....14

4.2.2. EFECTO DE LA DISTANCIA EN LA CAPTURA DE FLORES…….15

4.2.3. SINCRONÍA DE FLORACIÓN Y COMPARACIÓN ENTRE OBSEVACIÓN DIERCTA Y REGISTROS DE TRAMPAS……....16

4.2.4. FACTORES AMBIENTALES……..17

4.2.5. REGISTRO DE VISITADORES Y TASA DE VISITA……17

4.3. ANÁLISIS DE DATOS……18

4.3.1. PATRÓN DE FLORACIÓN INTERANUAL……..……19

4.3.2. INFLUENCIA DE LA DISTANCIA EN LA CAPTURA DE FLORES……..20

4.3.3. SINCRONÍA DE FLORACIÓN Y COMPARACIÓN ENTRE OBSERVACIÓN DIRECTA Y REGISTROS DE TRAMPAS……20

4.3.4. FACTORES AMBIENTALES……..21

4.3.5. REGISTRO DE VISITADORES Y TASA DE VISITA…….22

5. RESULTADOS……..23

5.1. FLORACIÓN INTERANUAL EN 18 AÑOS DE ESTUDIO…….23

5.2. PATRONES DE FLORACIÓN MENSUAL……...24

5.3. ¿CUÁNTO INFLUYO EL CLIMA EN LA FLORACIÓN?.....25

5.4. COMPLEMENTARIEDAD DE LOS MÉTODOS DE OBSERVACIÓN DIERCTA Y REGISTROS EN TRAMPAS…….....27

5.5. EFECTO DE LA DISTANCIA EN LA CAPTURA DE FLORES EN LAS TRAMPAS……..27

5.6. FAUNA ASOCIADA Y TASA DE VISITA……...28

6. DISCUSIÓN……...29

6.1. EFECTO DEL CLIMA EN LA FLORACIÓN……29

6.2 COMPLEMENTARIEDAD DE LOS MÉTODOS DE OBSERVACIÓN DIERCTA Y REGISTROS EN TRAMPAS…….32

6.3 FAUNA ASOCIADA Y TASA DE VISITA……36

7. CONCLUSIONES…….37

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS……38

9. FIGURAS……...43

10. TABLAS……...40

11. ANEXOS……..54

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Registros de floración (botones + flores) en 38 trampas, y 237 censos entre 2000 – 2017 en la parcela de 50 ha en el parque nacional Yasuní…….....44

Figura 2. Floración (botones y flores) registrada en 38 trampas entre 2000–2017 en el periodo de estudio……...45

Figura 3. Frecuencia de floración (botones + flores) y patrón de precipitación e irradiancia solar entre 2000–2017……...46

Figura 4. Frecuencia de floración (registros de botones y flores) registrado en colina y valle desde noviembre de 2016-enero de 2018…….47

Figura 5. Captura de flores en función de la distancia…….....48

Figura 6. Temperatura promedio anual calculada con datos tomados de la Estación Científica Yasuní entre 2000 – 2017……...49

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Individuos de *Brownea grandiceps* seleccionados al azar para la observación directa de su floración, en el bosque de tierra firme de la parcela de 50 ha…….51

Tabla 2. Prueba de Friedman para determinar las diferencias entre los tratamientos (distancias) desde las trampas hasta las inflorescencia en una muestra de 6 árboles……....51

Tabla 3. Matriz de correlaciones entre floración interanual y factores climáticos ……52

Tabla 4. Matriz de correlaciones entre floración anual y factores climáticos.....52

Tabla 5. Tasa de visita de *Phaetornis malaris* calculado en 10 árboles de *Brownea grandiceps* seleccionados……..53

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Intensidad de floración (promedio de abundancia mensual de botones y flores)……...55

Anexo 2. Precipitación e irradiancia solar entre el año 2000–2017, en el parque nacional Yasuní…….....56

Anexo 3. Precipitación e irradiancia solar entre noviembre de 2016-diciembre de 2017 en el parque nacional Yasuní……57

Anexo 4. Efecto de la distancia entre la trampa y la inflorescencia en la captura de flores…….....57

Anexo 5. Histograma de la distribución de las frecuencias de individuos observados de *B. grandiceps* por diámetro……...58

1. RESUMEN

El presente estudio examina el patrón de *Brownea grandiceps* en 18 años de monitoreo (2000–2017), según registros encontrados en 38 trampas de flores establecidas en una parcela de 50 hectáreas del parque nacional Yasuní. El patrón de floración se analiza a la luz de los factores climáticos como precipitación, temperatura e irradiación solar en el periodo indicado. Adicionalmente, entre noviembre del 2016 y enero del 2018 se observaron directamente 114 árboles para establecer si existen diferencias entre la observación directa y la información registrada en 13 trampas con registros de floración durante este mismo periodo. También se analizó qué efecto tiene la distancia inflorescencia–trampa (seis árboles, a distancias de 1.5 m, 3 m y 4.5 m) en la captura de flores en las trampas aqui. Finalmente, durante la investigación se realizaron registros de cámaras trampa de la fauna asociada a las flores de la especie, en cinco de los 14 meses de estudio. Entre 2000–2017 el patrón de floración mensual fue continuo, con máximas en noviembre (40%) y diciembre (39%). El estudio demuestra que la época de mayor floración está asociada con los periodos de menor precipitación, mayor irradiancia solar y menor temperatura máxima ($r = -0.42$, $r = 0.55$ y $r = -0.39$, respectivamente), sin embargo, esta asociación no fue significativa ($p>0.05$). En cuanto a la comparación entre observación directa y trampas, se encontró que las diferencias durante la época de mayor (noviembre y diciembre) y menor (febrero-octubre) floración fueron 19% y 10.4%, respectivamente. En el ensayo de distancia inflorescencia–trampa, se encontró que el 17% de la variación en la captura de flores es explicado por esta variable, donde a menor distancia las trampas pueden capturar más estructuras y con mayor frecuencia e intensidad. En relación a la fauna asociada, se encontraron dos especies: el colibrí ermitaño de pico grande (*Phaetornis malaris*), quien visita las flores para extraer el néctar y es un posible polinizador de la especie y el mono cotoncillo rojo (*Callicebus discolor*), quien se alimenta de las flores. La floración continua de *B. grandiceps* constituye una fuente de alimento para el colibrí ermitaño de pico grande (polinizador) y el mono cotoncillo rojo (predador). No obstante, se encontró que en la época de mayor floración la tasa de visita (0.79 visitas/flor/hora) del colibrí

fue la más baja, mientras en dos de los meses de menor floración, mayo (5.6% frecuencia de floración registrada en árboles) y agosto (7.1% frecuencia de floración registrada en trampas), se registró al mono cotoncillo rojo (*Callicebus discolor*) alimentándose de las flores.

Palabras clave: Patrones de floración, *Brownea grandiceps*, clima, captura de flores, interacción planta–animal.

2. ABSTRACT

This study examines the flowering pattern of *Brownea grandiceps* over an 18–year period (between 2000–2017) utilizing data collected from 38 flower traps located within the 50 ha plot in Yasuni National park. Flowering pattern was analyzed in the light of climtic factors such as rainfall, temperature and solar irradiance for the 18-year period from which data for this study were gathered. Furthermore, between November 2016 and January 2018 we monitored 114 trees to establish whether there were differences in observed flowering frequency between direct observation and flower capture using traps. During this investigation we also evaluated whether the distance between inflorescence and flower trap had an affected the degree of flower capture, using traps placed at 1.5 m, 3 m and 4.5m away from inflorescences. Finally, we used camera traps to record wildlife associated with flowers of this species in 5 of the 14 months of study. Between 2000–2017, the trees flowered consistently in each month, although they did achieve two peaks of flowering, one in November (40% of flower frequency on traps) and one in December (39% of flower frequency on traps). Our study shows that the peak of flowering in *B. grandiceps* was associated with the seasons of lowest rainfall, highest solar irradiance and lowest maximum temperature, ($r = -0.42$, $r = 0.55$ and $r = -0.39$, respectively), although this association was not significant ($p>0.05$). Our comparisons between direct observation and flower trapping showed that there were indeed differences in observed flower frequency during both the peak flowering period (November and December) and the lowest flowering period (February to October), which were 19% and 10.4%, respectively. Over the course of this study, we found that 17%

of the variation in flower capture was explained by the distance between the inflorescence and the flower trap, wherein at shorter distances the traps can capture more reproductive structures with greater frequency and intensity. In relation to wildlife associated with flowers, we found two species. The first was the Great–billed hermit hummingbird (*Phaetornis malaris*), which visits the flowers, and is possibly the pollinator of *B. grandiceps*. The second was the red Titi monkey (*Callicebus discolor*), which was observed feeding on the flowers. The continuous flowering of *B. grandiceps* most likely represents a food resource to the Great–billed hermit hummingbird (pollinator) and the red Titi monkey (predator) throughout the year. Nevertheless, we found that the peak flowering period was associated with lowest visitation rates (0.79 visits/flower/hour) of the hermit hummingbird, and visitation was highest from the Red Titi Monkey during the lowest flowering period (May (5.6% flower frequency recorded for trees) and August (7.1% flower frequency recorded for traps).

Keywords: Flowering patterns, *Brownea grandiceps*, climate, capture of flowers, plant–animal interactions.

3. INTRODUCCIÓN

En los bosques amazónicos la gran diversidad de especies de plantas y animales es evidente. En ellos es posible encontrar de 200 a 300 o más especies de árboles grandes que coexisten en un mismo lugar (Gentry, 1982, 1992;Sierra, 1999; Ter Steege et al., 2000). En el parque nacional Yasuní, ubicado al nororiente de la Amazonia ecuatoriana, se estima que existen aproximadamente 3000–3500 especies de árboles. En esta zona se ubica una parcela de estudio permanente, de 50 hectáreas, donde se ha estudiado por más de dos décadas la ecología de 1100 especies de árboles y arbustos (Pérez, Hernández, Romero–Saltos y Valencia, 2014).

En esta parcela de estudio se puede encontrar un promedio de 670 especies por hectárea de árboles y arbustos con diámetros de al menos 1 cm (Pérez et al., 2014). La mayoría de estas especies son raras, con uno o menos de un individuo por hectárea, mientras que, apenas 9.8% de las especies tiene 20 o más individuos por hectárea (Pérez et al., 2014).Para entender cómo coexisten las especies en el bosque tropical se han planteado varios mecanismos. Entre ellos se encuentra el de densidad dependencia, propuesto por (Janzen, 1970; Connell, 1971), mediado por predadores. Según este, las plagas tienden a incrementarse, donde hay más individuos de una misma especie, y facilita que otras especies ocupen estos espacios. Otro mecanismo es el de especialización de nicho, según el cual las especies desarrollan la habilidad de explotar un rango de recursos estrecho y específico con lo cual evitan competir (MacArthur, 1972). Por ejemplo, relaciones específicas con patógenos, distintas respuestas a los gradientes ambientales como luz o pH y épocas de floración (Grubb, 1977; Rathcke y Lacey, 1985 ; Liu et al., 2012).

Otro aspecto relacionado con el nicho son los tiempos de floración y fructificación de las plantas que se tornan complejos y diversos debido a la presencia de mamíferos, aves, insectos y factores climáticos que los regulan (Fournier-Origgi, 1976; Albert, López, y Roudná, 1993; Bawa y Ng, 1990). En los bosques secos tropicales el crecimiento vegetativo y la época de floración, ocurre en la estación

húmeda y seca, respectivamente (Janzen, 1967). Así también en el bosque tropical estacional de Barro Colorado, a nivel de comunidad, los arboles grandes y de tamaño medio tienen picos de floración de febrero a junio, especialmente en marzo y abril al final de la estación seca (Croat, 1975). Este tipo de comportamiento puede ser causado por altas tasas de fotosíntesis e insolación, que influyen en el florecimiento, mientras el inicio de la estación húmeda, coincide con el periodo de fructificación debido a que potencia la germinación y la sobrevivencia de plántulas (van Schaik, Terborgh, y Wright, 1993).

3.1 FLORACIÓN INTERANUAL

El patrón de floración anual de las especies en los bosques tropicales estacionales ha sido clasificado, según la frecuencia y regularidad de floración. La frecuencia se define como el número de ciclos de floración al año. Cada ciclo comprende una fase con presencia y ausencia de floración. Los ciclos pueden ocurrir asociados a los patrones de cambio climático anual, lo que ha permitido que se use una escala anual para clasificar la frecuencia: continua, sub–anual, anual y supra–anual (McDade, 1994).

El patrón continuo ocurre cuando la producción de flores cesa esporádicamente y en periodos cortos durante el año. El patrón sub–anual, en cambio, se caracteriza por episodios restringidos en algún periodo del año, las épocas de presencia y ausencia de floración pueden variar ampliamente en número y en consecuencia el número de ciclos también puede variar durante el año. En tanto que, el patrón anual y supra-anual tiene un episodio principal de floración al año o épocas de floración cada dos o más años, respectivamente (Newstrom, Frankie y Baker, 1994).

En el bosque tropical La Selva en Costa Rica se han documentado patrones de floración que están relacionados con las épocas secas y lluviosas. Por ejemplo, un patrón de floración continuo se observa en *Guatteria aeuriginosa*, especie que florece en las dos épocas secas, mientras que, *Hamelia patens* lo hace en las dos estaciones lluviosas. Por otro lado, *Protium pittieri* florece abundantemente al

inicio de la época lluviosa, esta especie tiene un patrón de floración sub–anual. (L E Newstrom, Frankie, Baker y Colwell, 1994).

En contraste, en bosques tropicales no estacionales, la precipitación está distribuida a lo largo del año, y aunque presentan meses menos lluviosos, los cuales no se repite de igual forma en otros años, (Cárate, 2005). Los controles de ritmo y sincronización fenológica, son aparentemente irregulares y plurianuales (Corlett y Lafrankie, 1998).

Sin embargo, existen bosques no estacionales en Asia, donde varios estudios han identificado patrones fenológicos anuales a nivel de la comunidad de árboles. Este patrón empieza con dos picos anuales de brotes de hojas, justo o durante los periodos menos lluviosos. Sigue un solo evento de floración después de la época seca y termina con un pico de fructificación 3–6 meses después (Medway, 1972; C P Van Schaik, 1986; Ng, 1988; Corlett, 1992).

En otro estudio realizado en esta misma zona, se encontró que sequias prolongadas disparan el florecimiento masivo de varias especies en la comunidad. En la investigación, realizada durante 10 años, se encontró que; en un lapso de 30 días, cuando el total de lluvia estuvo debajo de 40 mm, ocurrió un corto o extenso evento de floración generalizada. Además, notaron que todos los picos de floración fueron precedidos por una sequía excepto en un año (2001). En este año dos picos indistintos de floración se observaron y solo en uno hubo sequía (30 días de precipitación con un total <40 mm) (Sakai et al., 2006).

Otro aspecto estudiado es la influencia de la temperatura mínima en el periodo de fructificación. En un bosque tropical de Gabón se estudió la fenología de ocho especies de árboles desde 1984–1991. El clima es caracterizado por una estación seca en julio y agosto, además de los registros más bajos de temperatura media mínima y máxima en esta misma época. Los análisis muestran que una temperatura mínima mayor a 21°C, en la estación seca, puede afectar la producción de frutos. Es así como en 1984 y 1987 siete y cuatro de las ocho especies no produjeron frutos, respectivamente. Por lo tanto, los resultados

sugieren que la producción de frutos es influenciada por la temperatura mínima en lugar de la baja precipitación (Tutin y Fernandez, 1993).

En Malasia peninsular en otro estudio, se encontró que; el descenso de temepratura en un rango de 5–8 noches ocurre dos meses antes de eventos de floración (Ashton, Givnish y Appanah, 1988). Otras señales como cambios en la disponibilidad de luz debido a la nubosidad también son indicadores del inicio o picos de la época de reproducción (Zimmerman et al., 2007). Por ejemplo, la disponibilidad de luz predice la producción de nuevas hojas y flores durante la estación de máxima irradiancia. Se ha encontrado que en los bosques levemente estacionales, el número de especies que fijan su actividad fenológica es 1.35–2.88 veces más que el esperado, durante los tres meses de máxima irradiancia en un periodo de nueve meses (Wright y Van Schaik, 1994).

En el presente estudio, realizado en un bosque no estacional del parque nacional Yasuní, se busca explorar cómo ocurre la floración de *Brownea grandiceps* y si esta se relaciona con aspectos climáticos de temperatura, precipitación e irradiancia, como se ha visto que ocurre en otros bosques.

3.2 METODOLOGÍAS DE TRAMPAS Y OBSERVACIÓN DIRECTA: DIFERENCIAS Y COMPLEMENTARIEDAD

La mayoría de estudios fenológicos se han realizado a nivel de comunidad, sin embargo, los estudios enfocados en poblaciones de especies de bosques tropicales son escasos. A nivel poblacional el patrón de floración es definido a partir del componente individual. La variación entre individuos en respuesta a una señal de floración determina la sincronía que, en consecuencia afecta la sincronía de la población y la abundancia de flores durante todo el periodo de floración en la población (Augspurger, 1983). Un estudio de ciclos fenológicos mediante observación directa encontró que en el año 2005 la floración en 20 individuos de *Brownea grandiceps* con un DAP promedio de 11.52 cm, ocurre después de eventuales tempestades en cualquier época del año, en tanto que , los meses de mayor floración fueron febrero, julio y noviembre con 18%, 6% y 3% de follaje, respectivamente (Cárate, 2005). En contraste, la fenología de *Brownea grandiceps*

en 200 trampas en la parcela de gran escala, localizada en el parque nacional Yasuní, donde se estudia la dinámica forestal, se ha reportado que la frecuencia máxima de floración, es noviembre y diciembre (Pérez, Hernández, Romero – Saltos y Valencia, 2014).

Estos dos estudios informan sobre la variación interanual de floración. La observación directa permite describir con precisión los patrones fenológicos observados, establecer el tiempo de ocurrencia y abundancia de floración y fructificación (Cárate, 2005), mientras que, las trampas registran la floración o fructificación interanual a largo plazo (Pérez et al., 2014).

Sin embargo, al comparar el método de trampas con la observación directa, se notan diferencias. La trampa permite registrar la frecuencia, es decir presencia o ausencia de una estructura reproductiva y también la cantidad, esto es el número de estructuras encontradas. En tanto que la observación es un método eficiente, por ejemplo, para cuantificar el número de infrutescencias o registrar frutos grandes, mientras que, entre observaciones puede ocurrir mayor variación al contar frutos pequeños porque al contar estas estructuras la probabilidad de sobrestimar la producción es más alta (Chapman et al., 1992).

El uso de ambos métodos en un mismo bosque, en Uganda, determinó que no hubo correlación entre la estimación de la abundancia de frutos capturados por las trampas y el método de observación directa en transectos (Chapman, Wrangham y Chapman, 1994). En contraste, se encontró similitud temporal en el patrón de fructificación entre trampas y observación de árboles fructíferos, en un bosque amazónico de tierra firme de Colombia (Stevenson, 2004) y en otro de la Guayana Francesa (Morellato et al., 2010).

Se señala, sin embargo, que existen sesgos al aplicar el método de trampas: 1) el retraso entre la observación directa de una fase, sea flor o fruto, y el registro de esta en la trampa, 2) la diferencia de las especies muestreadas por transecto y trampas en la misma área de estudio y la abundante cantidad de flores de una sola especie en una trampa o una intensa cantidad de flores o frutos sobre estimando la producción (Morellato et al., 2010).

Adicionalmente, Otárola, Sazima y Solferini (2013) argumentan que las trampas no son adecuadas para contar flores. Existen dos razones: la primera se debe a que hay flores que son frágiles, pequeñas y se descomponen rápido, como el caso de *Virola bicuhyba*. La segunda se debe a la necesidad de un muestreo constante en el área de estudio y la dificultad de contar flores y frutos que se puedan comparar entre individuos, sin embargo, concluyen que es un método efectivo a nivel de la comunidad.

Según este estudio, la metodología mencionada puede subestimar la producción de frutos en especies de *Virola*, porque son alimento para aves y otros animales. También puede ocurrir lo mismo en las flores de *Brownea grandiceps*, la especie en estudio, ya que son parte de la dieta de *Callicebus discolor* (cotoncillo rojo) (A. Melo observación personal). Al igual que en *Miconia napoana*, sus flores corresponden al 6% de su alimentación en esta misma especie de mono (Carrillo –Bilbao, Di Fiore y Fernández–Duque, 2005).

Otro aspecto que considerar en el método de las trampas es la distancia entre estas y el árbol y más específicamente sus inflorescencias. Los registros de flores dependen en gran medida de la posición de la trampa (Stevenson, Quiñones y Ahumada, 1998). Consecuentemente, para detectar la producción específica de cada especie, es necesario utilizar un gran número de trampas, especialmente en comunidades diversas.

Esta metodología ha sido utilizada en una parcela de 50 ha desde el año 2000–2017. En total 38 trampas han captado al menos una vez la floración de *Brownea grandiceps*, la especie en estudio. A su vez, 14 de las 38 trampas concentran el mayor número de registros de flores y botones, mientras que en 24 no existen más de tres registros (N. Gardwood, M.Metz y R. Valencia, datos no publicados). Es muy probable que la información obtenida en las trampas esté influenciada por la cercanía de los individuos y de las ramas fértiles a las trampas. Por ejemplo, entre las 14 trampas con mayor número de registros, las que captan más registros se encuentran a una distancia promedio de 3m del centro del árbol, mientras que las 24 están a 3.7m.

La intensidad y dinámica de la floración también podría estar asociada a factores abióticos, como el microhábitat donde crecen las especies. En el área de estudio existen dos microambientes muy marcados en la tierra firme: la colina y sus pendientes circundantes y el valle más húmedo y atravesado por riachuelos. En cuanto a la ubicación de las trampas en la parcela, se reparten en tres tipos de hábitat, colina, valle y pantano. Un estudio de floración en la parcela de estudio encontró que, en las partes altas de colina, la densidad y riqueza de árboles es mayor que en el valle, por lo tanto, hay más registros de floración e individuos reproductivos. Además, las especies florecen en respuesta a la disminución de la humedad del suelo (Aguilar, 2004).

3.3 FAUNA ASOCIADA A LAS FLORES Y SU TASA DE VISITA

Las leguminosas polinizadas por aves se concentran en los trópicos, especialmente en los del nuevo mundo donde sus principales polinizadores pertenecen a la familia Trochilidae (colibríes). En las leguminosas, hay un mayor número de aves que muestran más atracción por las características que posee la subfamilia Mimosoidea en relación con Caesalpinoidea y Papilonoidea. En Caesalpinoidea existen pocos casos documentados de especies polinizadas por aves (ornitofilia) en el nuevo mundo. El género *Brownea* es excepcional, debido a que la mayoría de las especies son probablemente polinizadas por colibríes (Arroyo, 1981). Flores agrupadas en inflorescencias semejante a un alfiletero, bractéolas fusionadas en tubos largos, colores rojizo–anaranjados, néctar disponible durante el año, simetría bilateral, etc, son rasgos que se asocian a las flores visitadas por colibríes (Arroyo, 1981; Cronk y Ojeda, 2008; Pérez, Klitgård, Saslis – Lagoudakis y Valencia, 2013).

Así, se han registrado visitas de colibríes como *Glausis hirsuta*, *Phaetornis guy* y *Phaetornis longuemareus* a las flores de *Brownea latifolia* (Snow y Snow, 1972), mientras *Phaetornis superciliosus* es un fiel visitante de *B. rosa–de–monte* (Hudson y Sugden, 1984).

La disponibilidad de flores nectaríferas es vital para la sobrevivencia de los colibríes. Por esto que los colibríes son de comportamiento territorial, lo que facilita el registro de la frecuencia de visita de un colibrí a un grupo de flores. Por ejemplo, se ha observado un árbol de *Calliandra sp.* completamente florecido, donde los colibríes *Chlorestes notatus* y *Saucerottia tobaci* defendían secciones específicas de un mismo árbol y en estas se alimentaban cada 10 minutos (Snow y Snow, 1972).

Para cubrir las demandas energéticas los colibríes adoptan estrategias que les permitan obtener la mejor calidad de recursos y ganar más energía. Un estudio realizado en un bosque remanente de Brazil investigó el comportamiento alimenticio de colibríes en cuatro tipos de parches de alimentación artificial. Los tipos de parches tenían cuatro tipos de concentraciones de sacarosa, 5%,15%, 25% y 35% peso/volumen. Los resultados muestran que de un total de seis especies de colibríes estudiadas solo dos tienen un comportamiento dominante, además, de que visitaron más a menudo los parches con mayor calidad de comida (Lanna, de Azevedo, Claudino, Oliveira y Antonini, 2017).

Por otro lado, las flores de *B. grandiceps* también sirven de alimento para especies de monos de la subfamilia Callicebinae. Los cuales están representados por el género *Callicebus*, conocidos en Ecuador como cotoncillos o songo–songos (Tirira, 1999). En total este género tiene 13 especies de las cuales solo dos se encuentran en el bosque lluvioso tropical del Ecuador. La dieta de estas especies se compone principalmente de hojas inmaduras, frutos, flores e insectos y prefieren los estratos medios y bajos del bosque denso (Clutton-Brock y Harvey, 1977; Carrillo–Bilbao et al., 2005). Una de las dos especies, *Callicebus discolor* (cotoncillo rojo), tiene como parte de su dieta las flores de *B. grandiceps* y *Miconia napoana.*

3.4 OBJETIVOS

3.4.1 OBJETIVO GENRAL

Determinar los patrones de floración de *Brownea grandiceps*, un árbol leguminoso de la Amazonía ecuatoriana.

3.4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar los patrones anuales de floración de la especie y su variación interanual y entre hábitats según los registros de trampas tomados quincenalmente durante 18 años.

- Reconocer si el patrón de floración de 114 individuos observados es igual entre colina y valle, los dos ambientes más importantes en el bosque de tierra firme.

- Establecer cuánto se relaciona la floración con factores abióticos como irradiancia solar, precipitación y temperatura máxima y mínima.

- Determinar si la información tomada en las trampas durante catorce meses refleja los patrones de floración observados en (una muestra de 114 individuos) de la especie de forma fidedigna.

- Evaluar el efecto de la distancia entre la inflorescencia y el registro de flores o botones en las trampas.

- Registrar la fauna asociada a las flores, los posibles polinizadores y la tasa de visita.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en el parque nacional Yasuní, al nororiente de la Amazonía Ecuatoriana. Esta zona comprende un bosque húmedo tropical, siempre verde, de tierras bajas (Cañadas–Cruz, 1983; Sierra, 1999). El bosque húmedo siempre verde se caracteriza por elevaciones predominantes y depresiones afectadas por la época de lluvia y el crecimiento de los ríos (Jaramillo y De Vries, 2002).

El clima es ecuatorial húmedo con una precipitación media anual de 2.820 mm, la temperatura promedio anual varía entre 24°C y 27°C (promedios mensuales máximos de 34°C – mínimos de 22°C, además de una alta humedad relativa (80–94%) (Valencia et al., 2004; Bass et al., 2010). El tipo de suelo está fuertemente desgastado y es pobre en nutrientes (Woodward, 1996). La geomorfología heterogénea de Yasuní y su particular ubicación la hacen una de las zonas más biodiversas del planeta (Finer, Vijay, Ponce, Jenkins y Kahn, 2009; Bass et al., 2010).

El estudio se realizó, dentro de una parcela de 50 hectáreas, establecida en un bosque de tierra firme (00°,38’S y 76°,30’W) por el Proyecto Dinámica del Bosque Yasuní. La composición del bosque varía levemente entre hábitat de colina y valle, debido a la presencia de especies dominantes como: *Brownea grandiceps*, *Macrolobium* sp., *Tachigalia formicarum*, *Ocotea javitensis* entre otras, distribuidas mayormente en colina, mientras *Bauhinia brachycalyx*, *Coccoloba densifrons*, *Astrocaryum murumuru* dominan las zonas bajas. Sin embargo, las especies más comunes entre ellas, *Matisia oblongifolia*, *Matisia malacocalyx*, *Marmaroxilon basijugum* e *Ireartea deltoidea* crecen abundantemente en los dos hábitats (Valencia et al., 2004a).

La parcela de estudio se ubica a 230 msnm y la distancia entre el punto más alto y más bajo es 33.5 m (Valencia et al., 2004a), mediante métodos no invasivos fue establecida y se generó un mapa topográfico y cuadriculado en 1.250 unidades de 400 m^2 (20 m x 20 m), que a su vez se dividen en 16 sub cuadrantes de 25 m^2 (Pérez et al., 2014). Se encuentra limitada por dos colinas, que se componen en su mayoría por leves colinas inclinadas, aunque también hay pendientes profundas a lo largo de las quebradas erosionadas. En contraste, las zonas bajas se caracterizan por aluvión gris o marrón, es decir, depósitos del periodo Cuaternario, que además incluye sedimentos glaciales que han sido reciclados por las corrientes de agua y depósitos de las planicies aluviales (Erskine, 1973). Las zonas bajas presentan varios riachuelos permanentes y un pequeño pantano en la mitad oriental de la parcela (Valencia et al., 2004a). Los hábitats mencionados se determinaron según atributos topográficos de elevación, convexidad y pendiente. De acuerdo con estas características topográficas en la zona de valle la elevación es <227.2 m y la pendiente <12.8º. En la colina, en cambio, la altitud es ≥227.2 m y la pendiente es <12.8º , la pendiente en ambos hábitats es la misma porque en el punto más alto de colina, el terreno se vuelve plano y la pendiente de colina no supera a la pendiente de valle, mientras la convexidad es >0 (Valencia et al., 2004).

4.2. METODOLOGÍA

4.2.1. PATRÓN DE FLORACIÓN INTERANUAL

En la parcela de estudio a partir del año 2000 se establecieron 200 trampas de flores y semillas que se encuentran distribuidas de forma aleatoria. Se utilizó esta metodología con el fin de estudiar los ciclos fenológicos de la comunidad a largo plazo, ya que la información ha sido recopilada desde el año 2000 hasta la fecha. El presente estudio utilizó los datos que se registraron en las 200 trampas, mas no estableció este método en el año mencionado. Se utilizó la información de 38 de las 200 trampas establecidas que han captado la floración (botones y flores) de *Brownea grandiceps*, la especie en estudio. La información del ciclo de floración de esta especie es el resultado de 237 censos realizados entre el 2000 y 2017. Los censos se realizan cada 15 días durante todo el año, y el tiempo de descanso entre cada uno es 10 días. El tiempo de cada censo es de 4 a 5 días, esto depende de las

condiciones climáticas (datos no publicados proporcionados por N. Gardwood, M. Metz y R. Valencia). Se prescindió de los registros de otros tipos de estructuras como semillas o frutos, debido a la escasez de información.

Para determinar la variación interanual y mensual de floración a lo largo de este periodo de seguimiento, se utilizó la base de datos proporcionada N. Garwood. En esta base de datos las variables se encuentran con el nombre: trampa, censo, parte (frecuencia) y cantidad (abundancia). Es así como la variable parte y cantidad se expresaron en frecuencia y abundancia relativa, respectivamente. Por ejemplo, al censar las trampas se registró la frecuencia de botones y flores, como la presencia o ausencia de estas estructuras, sin contar el número de estas. Mientras la cantidad es un estimado del número de botones y flores o sus partes encontrados en las trampas. Este dato se tomó como el valor entero del logaritmo de base 10, en una escala de 0 a 3, por la dificultad de contar flores pequeñas y numerosas (N.C. Gardwood, citado en Aguilar, 2004). Adicionalmente, se revisaron los árboles cercanos a las 38 trampas que captaron la floración. Esto fue necesario para reconocer la identificación del árbol y determinar el tipo de hábitat que ocupa la trampa. Para lo cual se utilizó la base de datos que ha registrado los individuos según el hábitat. De un total de 38 trampas analizadas, 25 se encuentran en colina, 12 en valle y una en pantano.

4.2.2. EFECTO DE LA DISTANCIA EN LA CAPTURA DE FLORES

Se construyeron 54 trampas adicionales, además, de las que ya fueron establecidas, para evaluar el efecto de la distancia en la captura de flores. En total se escogieron 6 árboles que presentaron 1 o más inflorescencias. El experimento se realizó en los meses de noviembre y diciembre de 2017. Las trampas se colocaron a 1.5 m, 3 m y 4.5 m a partir del punto de proyección de la inflorescencia en el suelo. Las distancias se seleccionaron analizando las distancias de 14 trampas y sus árboles más cercanos. Estas trampas fueron seleccionadas de las 38 trampas que han captado la floración desde el año 2000 hasta la fecha, debido a que las 14 trampas han capturado botones o flores al menos una vez durante este periodo. Para contabilizar las estructuras capturadas en cada trampa se realizó un censo diario. Los censos duraron hasta que el árbol quedó sin flores, esto fue 6

días en promedio. De esta manera, se buscó evaluar el efecto de la distancia en la captura y registro de floración.

4.2.3. SINCRONÍA DE FLORACIÓN Y COMPARACIÓN ENTRE OBSERVACIÓN DIRECTA Y REGISTROS DE TRAMPAS

Para determinar el patrón de floración a una menor escala en un periodo de 14 meses, desde noviembre de 2016 – enero de 2018. Se obtuvo los datos de 13 de las 38 trampas que captaron la floración en este periodo. Para lo cual, se utilizaron las variables parte (frecuencia), número de censo, cantidad y número de trampas. La frecuencia se encuentra expresada en frecuencia relativa, mientras la cantidad está expresada en intensidad. De un total de 26 censos realizados en el transcurso de este tiempo, la muestra de trampas que captaron la floración fueron 13.

Por otro lado, se estableció el patrón de floración de la especie en estudio, mediante registros de observación. Los parámetros para caracterizar la floración fueron frecuencia y cantidad. La frecuencia está representada por la presencia o ausencia de botones y flores, mientras la cantidad (intensidad) es el número de estructuras (botones y flores) encontradas en cada árbol. Se colectaron datos fenológicos mediante observación directa y con la ayuda de binoculares Bushnell 10x42. La muestra estaba formada por 114 individuos escogidos al azar con un DAP promedio de 5.3 cm, con un rango entre 1–14.7 cm. Se escogieron individuos con un diámetro ≥ 1 cm según Hudson y Sugden (1984). Los árboles observados se encuentran distribuidos en 1.16 ha, 29 unidades de 400 m^2 escogidos de forma aleatoria, los cuales se reparten en 13 unidades de colina, 15 de valle y una de pantano.

En la parcela de estudio los árboles con DAP ≥ 1 cm tienen una placa de identificación, este tipo de marcaje ayudó al seguimiento de la fenología, debido a que se ha registrado la ubicación exacta de cada árbol, mediante mapas de cada sub cuadrante. Se estableció un periodo de 14 meses de colección de datos a partir de noviembre de 2016–enero de 2018. En enero de 2017 no se colectaron datos de campo. En todo el periodo se realizaron censos de 16 días en cada mes y se

hizo un receso de 10 días entre cada censo. El objetivo del censo es caracterizar la frecuencia e intensidad de floración de individuos con flores y botones.

En relación con la sincronía de floración de los individuos observados entre hábitat de colina y valle, se utilizó la base de datos del proyecto Dinámica de Bosque de Yasuní. Esta base muestra el hábitat donde se ubica cada individuo. Se registraron un total de 40 árboles reproductivos y se los clasificó según el hábitat que ocupan. Los árboles se encontraron en colina, valle y pantano. Sin embargo, no se tomó en cuenta los individuos que se encontraron en pantano, debido a su escasa representación.

4.2.4. FACTORES AMBIENTALES

Los factores ambientales, irradiancia solar, precipitación y temperatura mínima y máxima se escogieron como variables que se relacionan con el patrón de floración (Ashton, Givnish, y Appanah, 1988; Tutin y Fernandez, 1993; Wright y Van Schaik, 1994; Zimmerman et al., 2007; Gómez–Mosquera y Macías–Pinto, 2012). La información climática corresponde a los datos diarios registrados en la estación climatológica de la Estación Científica Yasuní. Los datos que se obtuvieron corresponden al periodo entre el 2000 e inicios del 2018 para determinar el patrón de irradiancia solar, precipitación y temperatura mínima y máxima interanual y mensual. La precipitación e irradiancia solar representa el total de milímetros y vatios por metro cuadrado (W / m^2) mensual, respectivamente. En tanto que, de la temperatura se obtuvo la media mínima y máxima mensual y la máxima y mínima absoluta en el mismo periodo.

4.2.5. REGISTRO DE VISITADORES Y TASA DE VISITA

Se utilizaron cámaras trampa marca Bushnell NatureViewed HD 119740 para registrar y determinar la tasa de visita de la fauna asociada a las flores. Se configuró el modo de registro a estado híbrido, es decir, captura de fotos y videos, además se estableció, el tiempo de video a 30 segundos y definición de 1280x720 pixeles. Se utilizó un total de cuatro cámaras que se colocaron mediante una escalera o en su mayoría escalando árboles contiguos hasta alturas de 10 a 15 m

para alcanzar la altura de las inflorescencias. Se dejaron las cámaras por un lapso de 4 a 5 días y después se retiraron para analizar las fotos y videos almacenados.

4.3. ANÁLSIS DE LOS DATOS

- La floración interanual se determinó con los registros de frecuencia y cantidad de botones y flores. Se obtuvo la frecuencia y abundancia relativa, entre el año 2000–2017. Lo cual representa la variación entre años a lo largo de 18 años de registros.

- La floración mensual se determinó con los registros de frecuencia y cantidad. La variación mensual representa la contribución de 18 años de datos. Se expresó la frecuencia de registros en frecuencia relativa mensual y la cantidad en promedio de flores y botones/trampa.

- La variación interanual y mensual de precipitación, temperatura e irradiancia solar se determinaron utilizando los datos registrados diariamente en la Estación Científica Yasuní. En cuanto a la precipitación se analizó la variación interanual y mensual, mientras que, en la irradiancia solar y temperatura se determinó la variación mensual. El cálculo y análisis de los datos se realizaron utilizando Excel 2016, plotrix R package versión 3.6 y corrplot R package versión 0.84.

- El promedio de flores/trampa fue la medida para determinar la influencia de la distancia en la captura de flores. Las distancias establecidas fueron: 1.5m, 3m y 4.5m desde el punto de proyección de la inflorescencia hacia la trampa. Se utilizó un total de tres trampas por cada distancia y en total se usaron seis árboles para evaluar este efecto.

- La sincronía de floración se determinó en base a la frecuencia de individuos fértiles observados (botones + flores) entre colina y valle. Para comparar la floración entre hábitats se seleccionó al azar el mismo número de individuos, en valle y colina, 47 para cada hábitat. En tanto que, para determinar el patrón

de floración entre noviembre de 2016–enero de 2018, entre observación directa y trampas se utilizaron los registros de frecuencia de botones y flores y la cantidad registrada. La frecuencia de registros se transformó en frecuencia relativa, para observación directa y trampas, mientras la cantidad se expresó en promedio de botones y flores/árbol y promedio de botones y flores/trampa, respectivamente. El cálculo y análisis de los datos se realizaron utilizando Excel 2016 y (psych R package versión 1.7.8).

- La tasa de visita se determinó en base a la muestra de flores observadas (flores por hora de grabación) entre el número de visitas.

4.3.1. PATRÓN DE FLORACIÓN INTERANUAL

Para el análisis del número de registros, es decir, la frecuencia absoluta de botones o flores, se utilizó la variable parte o frecuencia. Se separaron los registros de botones y flores y la frecuencia fue convertida en frecuencia relativa. Esta información representa el número de registros de 38 trampas que capturaron botones y flores entre 2000–2017. Los valores relativos (expresados en porcentaje de botones y flores por año) se analizaron entre años, además de la contribución mensual de 18 años de registros para determinar la variación mensual.

La intensidad de floración se evaluó con la cantidad de flores, botones o sus fragmentos. Debido a que los valores que se registran en el campo son un estimado que se expresa en escala logarítmica. Esta escala se clasifica en: 0= 1–9, 1= 10–99, 2= 100–999 y 3= ≥1000 estructuras. La variable cantidad, se encuentra representada en la base de datos por valores de 0 y 1. Estos valores se transformaron mediante el antilogaritmo o exponencial para determinar la cantidad estimada, es decir, 1 y 10 estructuras, respectivamente. De igual forma se separó la cantidad de botones y flores lo cual representa el número estimado de estas estructuras encontradas en las trampas. La cantidad estimada fue convertida en abundancia relativa y así se analizó la variación interanual, mientras que, la variación mensual fue analizada con el promedio de botones y flores/mes, esta variación es la contribución de 18 años de registros de las 38 trampas que captaron la floración durante este periodo.

4.3.2. INFLUENCIA DE LA DISTANCIA EN LA CAPTURA DE FLORES

Se elaboró una matriz con las coordenadas de los árboles y las trampas, necesaria para obtener la distancia entre la trampa y el árbol más cercano. Para esto se resolvió el valor de la hipotenusa (distancia) usando las coordenadas en X y Y de cada trampa y las coordenadas de los árboles de la especie investigada para obtener las distancia horizontal y vertical que se forma entre estos dos puntos y así encontrar su distancia mediante el teorema de Pitágoras.

La variable de respuesta que se analizó en el experimento de trampas fue la cantidad de flores que estas capturaron en cada evento y a cada distancia. Se realizaron seis repeticiones, es decir, se escogieron seis árboles que se encontraron con una o más inflorescencias. Además, se registraron otras variables como: DAP, número de inflorescencias y botones, altura de la inflorescencia (medida a través de una podadora armable) y hábitat de cada individuo. Para el análisis de los datos se realizó una tabla que clasificó a los árboles como bloques o repeticiones y las unidades de muestreo como tratamientos, debido a que los datos no cumplieron con el supuesto de normalidad se utilizó el test de Friedman. Esta prueba se basa en rangos (medianas) los cuales son asignados a los datos dentro de cada bloque conforme su magnitud (Sánchez, 2015).

4.3.3. SINCRONÍA DE FLORACIÓN Y COMPARACIÓN ENTRE OBSERVACIÓN DIRECTA Y REGISTROS DE TRAMPAS

Para determinar el patrón de floración a menor escala (14 meses), se analizaron los registros de 13 trampas que captaron flores y botones desde noviembre de 2016 hasta enero de 2018. Por lo tanto, se analizó la frecuencia de registros que representa la presencia de botones y flores en las trampas, mientras la cantidad se refiere al número de estas estructuras o sus fragmentos encontradas en las trampas durante este periodo. Los registros expresados en frecuencia absoluta se convirtieron a frecuencia relativa y se obtuvo el porcentaje de registros presentes en cada mes. Mientras, la cantidad se expresó en intensidad de floración, es decir, el promedio de botones y flores/trampa.

Además, se realizaron censos periódicos de una muestra de 114 árboles con diámetros de al menos 1 cm. Estos fueron observados una vez al mes. De esta muestra también se analizó la presencia o ausencia de botones y flores de cada árbol, lo cual representa la frecuencia absoluta, que fue convertida a frecuencia relativa y se obtuvo el porcentaje de registros por mes. Mientras, la cantidad se expresó en intensidad de floración, es decir, el promedio de botones y flores/árbol. De la muestra observada cada mes, solo 40 árboles se encontraron fértiles (con botones y/o flores) a lo largo del estudio.

Por otro lado, también se analizaron los individuos observados de acuerdo con el hábitat, para determinar la sincronía de floración entre hábitats. Se siguió el parámetro propuesto por Newstrom, Frankie, Baker y Colwell (1994), es decir, la ocurrencia simultánea del mismo evento en la mayoría o en todas las unidades consideradas que, pueden ser flores sobre un mismo árbol o árboles de una población. Por lo tanto, se seleccionó una muestra al azar con igual número de individuos entre valle y colina, debido a la diferencia en el número de individuos entre hábitat (Tabla 1).

4.3.4. FACTORES AMBIENTALES

Se analizaron las variables de clima seleccionadas con el patrón de floración a distintos niveles, interanual y mensual. Se relacionaron las frecuencias de botones y flores con los patrones de precipitación y temperatura mínima y máxima entre años. En tanto que se añadió la irradiancia solar, a las variables del clima ya mencionadas para el análisis mensual. Se realizó, además, una matriz de correlaciones que representa el grado de asociación entre las variables de clima seleccionadas y el patrón de floración.

4.3.5. REGISTRO DE VISITADORES Y TASA DE VISITA

Se utilizaron entre 1 y 4 cámaras trampa que se colocaron frente a la inflorescencia y se utilizó al árbol más cercano como apoyo. Se revisó cada video para determinar la presencia del visitador y así obtener el número de videos registrados por mes. En tanto que, se determinó el promedio de flores por inflorescencia de una muestra de 11 inflorescencias, 59.09 flores/inflorescencia. De cada video se obtuvo un tiempo de registro de 30 segundos, valor que se transformó en horas y se multiplicó por el promedio de flores por inflorescencia. Este cálculo se realizó para obtener el tamaño de la muestra (flores por hora de grabación) en cada video de cada mes. Después se obtuvo la tasa de visita en cada video, es decir, el tamaño de la muestra para el número de visitas observadas en cada video. Al final, la tasa de visita mensual se obtuvo del total de la muestra (flores por hora de grabación) para el número de visitas observadas de cada mes.

5. RESULTADOS

5.1 FLORACIÓN INTERANUAL EN 18 AÑOS DE ESTUDIO

A lo largo de los 18 años de monitoreo de trampas, se han realizado registros de floración en 432 censos quincenales realizados en las 200 trampas en la parcela de estudio. En más de la mitad de estos censos (54.8% o 237 censos), se han registrado flores o botones (o sus partes) de *Brownea grandiceps* en solamente 38 de 200 trampas. La mayor frecuencia e intensidad de floración de esta especie se ha registrado en catorce trampas (86.3% de todos los registros en 18 años y en los 237 censos), mientras todos los 24 restantes en conjunto apenas registran 13.6% de los eventos de floración de la especie. Al analizar los registros de flores y botones de las trampas ubicadas en colina y valle se encontró que no hay diferencias significativas en la frecuencia de registros por censo (Figura 1).

En todos los años de monitoreo se registró floración de *Brownea grandiceps*, si bien la frecuencia y especialmente la abundancia (intensidad) se incrementó de manera significativa y con una diferencia de más de ocho veces entre la mínima y la máxima (Figura 2). El año de mayor frecuencia de floración fue 2011 mientras el de mayor abundancia fue el 2009. Generalmente la relación entre la frecuencia de botones y flores en un mismo año no presenta diferencias significativas en frecuencia e intensidad, sin embargo, en los años 2000 y 2005 la frecuencia de botones fue significativamente mayor que los de flores (la intensidad solo en el 2000), mientras en 2010 ocurre lo contrario y en el 2015 no se registran botones en ninguna trampa. El año 2010 fue el segundo más seco del periodo de estudio y coincide con este patrón único, de mayor frecuencia y abundancia de flores en las trampas (Figura 2a y b). En los demás años, la producción de flores y botones es relativamente similar o no presenta diferencias significativas. Los años de mayor intensidad de floración fueron 2008 y 2009, en su orden. Las trampas generalmente capturan más flores que botones o al menos los valores son similares o no son estadísticamente diferentes entre estos dos estadios fenológicos (Figura 2b). Los años en que las trampas captaron más del doble de botones fueron 2008 y 2007, en su orden. El único año sin registros de botones en las trampas fue 2015.

Frecuencias altas de flores en las trampas se presentaron en 2011, 2016 y 2015, en este orden. Nótese que los años de mayor frecuencia no corresponden con los de mayor abundancia de floración (Figura 2).

La mayor intensidad de floración (abundancia de botones + flores) tiene un pico pronunciado. En 2008 y 2009, los cuales duplican su porcentaje con relación a la frecuencia. En 2006 y 2007, sin embargo, la abundancia de botones disminuye y aumenta dos veces, respectivamente (Figura 2b). En 2011, en cambio, se observa que cuando hay mayor frecuencia de flores también la abundancia de botones es alta. En tanto que, en 2016 la abundancia de botones se reduce el doble con respecto a la frecuencia.

5.2 PATRONES DE FLORACIÓN MENSUAL

El monitoreo de trampas a lo largo de 18 años muestra una frecuencia de floración (flores + botones) continua dentro del año, es decir, *Brownea grandiceps* puede encontrarse en floración en cualquier mes. Sin embargo, existe un marcado pico en la frecuencia de floración en noviembre y diciembre (40% y 39%, respectivamente). En tanto que, la menor frecuencia está en abril y mayo, (3.5% y 1.7%, respectivamente). En junio y agosto, si bien hay registros de floración, no hay registros de botones en las trampas. Enero, febrero y octubre son también meses, con frecuencias de floración relativamente altas (Figura 3a).

En cuanto a la intensidad de floración, la máxima se encuentra entre octubre y noviembre (promedios de 2.6 y 2.3 flores + botones/trampa, respectivamente) y otro menos pronunciado en diciembre; en contraste, abril y mayo tienen una intensidad de floración más baja (Anexo 1a).

En relación con los árboles que se observaron entre 2016 y 2018 el patrón de floración también es continuo. En este periodo se puede encontrar árboles florecidos en 11 meses, sin embargo, de febrero a octubre no existe un mes en donde la frecuencia de árboles reproductivos (botones + flores) supere el 19%. En tanto que, en noviembre y diciembre se puede encontrar que la floración no desciende del 25%. En contraste, hay tres meses distintos en donde la floración es más baja y cuatro en donde no hubo floración (Figura 3b).

En cuanto al hábitat, en la parcela de 50 ha, la densidad de individuos por hectárea tiene una proporción de 31.3% en colina, 35.6% en valle y 32.9% en pantano (Tabla 1). En relación con la muestra de 114 individuos que se observaron entre noviembre de 2016 y enero de 2018, solo 40 se encontraron fértiles (botones y flores). Estos se reparten 20 en colina, 15 en valle y 5 en pantano. En general se observa que la floración es más frecuente en colina y no hay diferencias significativas entre los dos ambientes desde febrero de 2017. Sin embargo, en noviembre y diciembre de 2016 la floración es significativamente diferente (Figura 4a). En trampas, sin embargo, sí hay diferencias significativas en la floración entre los dos ambientes desde febrero hasta diciembre de 2017. En este periodo, en el 60% de los meses la floración en valle es al menos dos veces más que en colina. Las trampas en el 73% de los meses han captado flores, mientras solo en tres meses la frecuencia de botones supera cuatro veces la frecuencia de flores (Figura 4c).

5.3 ¿CUÁNTO INFLUYÓ EL CLIMA EN LA FLORACIÓN?

El patrón de floración interanual muestra un efecto entre clima y floración. La precipitación y temperatura son factores que se asocian, en ciertos años cuando ocurren periodos con picos y descensos en la floración. Por ejemplo, en años de menor precipitación, 2010 y 2016, la frecuencia de floración (botones + flores) se ubica entre las más altas, 22% y 19% respectivamente (Figura 2a). En contraste, la abundancia en 2003 apenas llega a 3% entre flores y botones, en tanto que, el promedio de lluvia fue de 3.560 mm, el segundo más alto (Figura 2c). En 2015, un año particular en el cual no se registró botones en trampas, se observa que la

precipitación también es alta. La floración fue mayor en periodos de menor precipitación ($r = -0.35$ y $p>0.05$) (Tabla 3).

La temperatura mínima, en contraste, no está asociada a los cambios en el patrón de floración interanual, por lo general la mínima no desciende de 17 °C (Figura 2 y Figura 6). En 2016, por el contrario, la máxima alcanzo 51.8 °C y coincide que la frecuencia de botones se duplicó en relación con la abundancia (Figura 2a). Sin embargo, la relación entre la floración y temperatura mínima y máxima es baja ($r = 0.02$ $p>0.05$ y $r = -0.36$ $p>0.05$, respectivamente; (Tabla 3).

En cuanto al clima y la floración mensual, es evidente que los periodos de menor precipitación y mayor irradiancia (especialmente noviembre y diciembre) tienen la frecuencia de floración (botones y flores) más altos (40% y 39%, respectivamente; Figura 3a y Tabla 4). Precipitación e irradiancia solar están asociados en buena parte ($r = -0.42$ y $r = 0.55$, respectivamente) a la variación en la frecuencia de floración mensual.

En relación con la temperatura máxima, en general se observa que los cambios extremos, de un mes a otro, no coinciden con efectos significativos en la floración, mientras diferencias leves al parecer tienen el efecto contrario. En abril y mayo la variación en la temperatura máxima fue de 41.4–51.8 °C, sin embargo, no hubo cambios significativos en la floración (Figura 3a). Entre junio y agosto, en cambio, esta varió entre 37.1°C–43.9 °C y se observa que no hay registros de botones en las trampas (Figura 3a y Figura 6b). En noviembre y diciembre, la diferencia de temperatura es de 3.6 °C y la frecuencia de floración (botones + flores) es la más alta (Figura 3a). La relación entre la temperatura máxima y mínima es $r = -0.39$ y $r = 0.57$ $p>0.05$, respectivamente (Tabla 4).

En una menor escala temporal, a lo largo de los 14 meses de estudio, desde noviembre de 2016–enero de 2018, se encontró que diciembre fue atípicamente uno de los meses más lluviosos, sin embargo, contrario a lo que se esperaría para un mes tan lluvioso, la floración fue de las más altas del periodo (Figura 3b). La irradiancia tuvo un pico pronunciado en noviembre de 2016, coincidente con la

mayor frecuencia de floración en observación directa, mientras la floración (botones + flores) en trampas es la segunda más alta (Figura 3d).

5.4 COMPLEMENTARIDAD DE LOS MÉTODOS DE OBSERVACIÓN DIRECTA Y REGISTROS EN TRAMPAS.

Durante los 14 meses en que se aplicaron simultáneamente los métodos de observación directa y de monitoreo en trampas, se encontró que ambos métodos ofrecen similar información del patrón general de floración. Por ejemplo, en ambos se registró floración durante los mismos 8 meses. Entre este periodo, en noviembre y diciembre de 2016 la frecuencia de floración (botones +flores) alcanza una máxima. En marzo y octubre, la floración en trampas supera en más de cuatro veces la floración en observación directa. En tanto que, en diciembre de 2017 en particular no hay registros de botones en trampas, mientras en observación la frecuencia de botones es significativamente diferente a la frecuencia de flores (Figura 3b y d).

La intensidad de floración (botones + flores) alcanzó un pico en noviembre y diciembre de 2016 en trampas, mientras en observación los picos se ubican en noviembre de 2016 y diciembre de 2016 y 2017. En el resto de meses, desde febrero hasta octubre, el promedio entre botones y flores solo llegó a 0.2 flores + botones/árbol. En tanto que, en trampas, entre febrero y enero de 2018 el promedio varía en 0.1 botones + flores/trampa (Anexo 1c).

5.5 EFECTO DE LA DISTANCIA EN LA CAPTURA DE FLORES EN LAS TRAMPAS

La distancia entre el árbol y la trampa es un factor que influye en la captura de flores y botones. El total de trampas que han captado la floración de *B. grandiceps* son 38. La distancia entre las trampas y el árbol varía entre 0.7m hasta 7.8m. En tanto que, hay catorce trampas que han captado la floración con mayor frecuencia e intensidad. El promedio de distancia de estas trampas es apenas 0.6m menos en relación con las 24 que han captado la floración en menor frecuencia.

De manera general se observa que no hay una marcada tendencia de mayor captación de flores en trampas más cercanas a un árbol de *Brownea grandiceps* (R^2 = 0.05, p = 0.17; Figura 5a). Sin embargo, la variación en la captura de flores es explicada en un 17% por la distancia inflorescencia–trampa (R^2 = 0.17, p = 0.001; Figura 5c). Las trampas captan con mayor frecuencia e intensidad mientras la distancia horizontal proyectada en el suelo es más corta entre estas y la inflorescencia (Figura 5b y c). Por ejemplo, a 1.5 m, la frecuencia de captura puede llegar a siete estructuras florales desde la inflorescencia hasta la trampa y a la misma distancia se puede registrar hasta 150 flores, o sus partes por trampa. En contraste, a 4.5m la frecuencia de captura llega a una máxima de dos estructuras, mientras la cantidad de flores alcanza una máxima de 4 flores (Figura 5c). Para determinar si hay diferencias significativas en la cantidad de flores capturadas en las tres distancias, se realizó una prueba de Friedman, y se encontró que existen diferencias altamente significativas entre las distancias evaluadas p = 0.006 (Tabla 2).

5. 6 FAUNA ASOCIADA Y TASA DE VISITA

Durante el estudio (14 meses) solo fue posible registrar los visitadores de las flores en cinco meses, (noviembre de 2016; mayo, julio, agosto y diciembre de 2017). *Phaetornis malaris* (ermitaño de pico grande), visitó las flores durante todo este tiempo, sin embargo, la tasa de visita varió entre cada mes. Este colibrí visitó las flores de *B. grandiceps* con mayor intensidad en épocas de menor frecuencia de floración. En mayo y julio la tasa de visita es la más alta 3.12 y 2.84 visitas/flor/hora, respectivamente. En contraste, noviembre de 2016 y diciembre de 2017, épocas de mayor floración, la tasa de visita se reduce hasta 4 y 3.6 veces en relación con mayo y julio, respectivamente. Sin embargo, cabe destacar que existen diferencias en el tamaño de la muestra (flores por hora de grabación), entre los meses de mayor y menor floración (Tabla 5).

Otro visitante, el mono *Callicebus discolor* (cotoncillo rojo) se registró en dos ocasiones, mayo y agosto alimentándose de flores de *B. grandiceps*. Estos visitantes permanecieron 19 y siete minutos, respectivamente, alimentándose de una inflorescencia.

6. DISCUSIÓN

6.1 EFECTO DEL CLIMA EN LA FLORACIÓN

En los ciclos de floración interanuales existen años que la floración alcanzó máximas, mientras en otros apenas se registró floración. Estos picos y depresiones están relacionados con factores climáticos como la precipitación, irradiancia solar y temperatura máxima. En esta especie, la precipitación parece negativamente relacionada con la floración interanual, al contrario de lo encontrado por algunos científicos quienes han sugerido que la reducción en la disponibilidad de agua produce estrés hídrico y disminuye la producción de flores (Phillips et al. 2009; Nepstad, Tohver, Ray, Moutinho y Cardinot, 2015). En el área de estudio, sin embargo, en dos de los años menos lluviosos (2010 y 2016) se registraron frecuencias de floración que se ubican en las más altas de los 18 años de monitoreo. Sin embargo, este patrón está de alguna manera interrumpido ya que la mayor floración, la máxima intensidad de producción (flores + botones) de *B. grandiceps* en todo el periodo estuvo entre 2008 y 2009, cuando los niveles de lluvia se mantuvieron alrededor de la media anual (2.820 mm).

El patrón de mayor floración a menor lluvia es al parecer frecuente en otros bosques tropicales no estacionales. Así, varios estudios han encontrado que los periodos de floración interanual coinciden con los periodos de sequía. Por ejemplo, un estudio realizado en un bosque no estacional en Asia, entre 1993 y 2003; identificó que los periodos secos, con niveles menores a 40 mm al mes, desencadenaron un evento corto o extendido de floración (Sakai et al., 2006). En otra investigación, realizada desde 1990 y 2000, en Borneo, se registró en tres ocasiones que luego de un periodo seco extremo (precipitaciones mensuales menores a 60 mm) ocurrían eventos generalizados de floración (Brearley, Proctor, Nagy, Dalrymple y Voysey, 2007).

Se encontró, también, que la precipitación e irradiancia solar son dos factores predictivos de la frecuencia de floración mensual (18 años de estudio) ($r = -0.42$ y $r = 0.55$, respectivamente) y en 14 meses de monitoreo. Un patrón similar se encontró en los bosques estacionales de la isla de Barro Colorado en Panamá, donde alrededor de 100 especies florecen cuando la irradiancia alcanza su pico y la precipitación es la más baja del año (S. J. Wright y Calderón, 2006). En el área de estudio, una investigación realizada a nivel de la comunidad durante 14 meses, también encontró que la máxima floración 200–250 registros florales, se contabilizaron en la época de menor precipitación y mayor irradiancia (Aguilar, 2004).Igualmente, en un bosque lluvioso en Malasia, se encontró que meses con baja precipitación estimulan floración masiva (Numata, Yasuda, Okuda, Kachi y Noor, 2003). Al parecer la baja precipitación está asociada a los eventos de floración tanto en bosques estacionales, como el de la isla de Barro Colorado, como en bosques no estacionales, como el de Yasuní.

En cuanto a la temperatura y su variación interanual, este estudio encontró que la temperatura máxima, estuvo asociada a la época de floración, mientras la temperatura mínima no tuvo ningún efecto. En un estudio realizado en Borneo, sin embargo, las temperaturas mínimas nocturnas menores a 20 °C desencadenaron eventos de floración (Brearley et al., 2007). En Gabón, Tutin y Fernandez (1993), estudiaron la fenología de ocho especies de árboles entre 1984 y 1991 y encontraron de manera inusual, en 1992, que algunos árboles florecieron en la estación lluviosa, contrario a lo que ocurre normalmente en esos bosques, donde la floración se presenta en la época seca. Este patrón irregular se explica posiblemente por un descenso en la temperatura nocturna ≤ 19 °C, registrada dos veces en enero de ese año.

En Yasuní, otro aspecto que podría tener algún efecto en la floración es la temperatura máxima. Las temperaturas máximas de Yasuní en 2016 y 2017 fueron cinco desviaciones estándar más altas que la media (35.9 °C) (Figura 6). En 2016 la frecuencia de floración (botones + flores) estuvo entre las más altas (23%). Al parecer el incremento en la temperatura puede potenciar la producción de flores de manera directa a través de la fotosíntesis o de forma indirecta mediante el incremento en la tasa de descomposición y el reciclaje de nutrientes

(Pau et al., 2013). En el bosque tropical aún no se conoce con certeza el efecto en el incremento de la temperatura. Hay evidencias de que a temperaturas sobre 26 °C–34 °C la tasa fotosintética del dosel se reduce (Clark, 2004); igualmente se sugiere que en un futuro cercano cuando las temperaturas alcancen 40 °C–55 °C, el aparato fotosintético puede sufrir daños (Clark, 2004).

Si bien la temperatura máxima puede tener un amplio rango de variación, parece que la floración se ve afectada por cambios mínimos entre meses. Un estudio a largo plazo sugiere que la producción de flores está asociada con un incremento en la temperatura máxima anual, 0.03 °C año^{-1} o aproximadamente 1% de las temperaturas promedio máximas mensuales (Pau et al., 2013). En el presente estudio se encontró que la diferencia de temperatura máxima de noviembre a diciembre es 3.6 °C y la frecuencia de floración (botones + flores) es la más alta. Posiblemente esta diferencia en la temperatura máxima influyo en el ciclo de floración mensual en los 18 años de estudio.

Los factores climáticos ya mencionados, influyeron en el ciclo de floración entre colina y valle, los ambientes más representativos en el área de estudio. Estos ambientes están muy marcados en el bosque de tierra firme: la colina y sus pendientes circundantes y el valle más húmedo y atravesado por riachuelos. Se ha propuesto que las especies florecen en respuesta a la reducción de la humedad del suelo (Aguilar, 2004), es decir, se esperaría que las señales para la floración son más fuertes en las colinas bien drenadas que en los valles húmedos. En general está predicción se cumple en los árboles observados, sin embargo, en marzo y diciembre de 2017 la floración en trampas es hasta tres veces mayor en valle. Posiblemente la temperatura máxima y la irradiancia más alta dispararon un pico en la frecuencia de floración en valle. La temperatura máxima en marzo sobrepasa el promedio (32.8 C) en seis desviaciones estándar, mientras en diciembre la irradiancia alcanzó un pico menos pronunciado (173.8 W/m^2) (Anexo 3).

6.2 COMPLEMENTARIDAD DE LOS MÉTODOS DE OBSERVACIÓN DIRECTA Y REGISTROS EN TRAMPAS.

Estudios previos en los que se comparan métodos de observación directa y trampas mencionan que los resultados son similares en cuanto a los patrones de floración, sin embargo, también se observan ciertas diferencias y complementariedad. En bosques de tierra firme en Colombia y Guyana Francesa los patrones de fructificación entre trampas y observación directa en transectos son los mismos (Stevenson, 2004; Morellato et al., 2010). En el presente estudio existen diferencias entre los dos métodos que consistieron en el tiempo de monitoreo, el número de árboles observados y el número de árboles cercanos a las trampas que registraron floración, además, de la fauna que se alimenta de las flores ya que las flores pueden ser consumidas en su totalidad, impidiendo así el registro de los árboles fértiles durante la observación o evitando que las trampas capturen las flores. Es así como se encontró que la correlación encontrada entre estos dos métodos no es significativa, $r = 0.51$ ($p = 0.057$). Otro estudio en un bosque de Uganda encontró que tampoco hubo una asociación significativa al comparar la fructificación entre observaciones de transectos y senderos con los registros de frutos en trampas. La correlación fue menor, además de contradictoria en términos del sentido de la correlación $r = 0.25$ y $r = -0.43$, respectivamente (Chapman, Wrangham y Chapman, 1994).

En el presente estudio, las diferencias entre los métodos de monitoreo se deben a que las trampas registran cambios en tiempos extendidos, mientras que la observación directa es una fotografía del momento. La observación directa de los 114 árboles se realizó a lo largo de 16 días, mientras los censos de trampas se realizan durante cinco días dos veces al mes, con un intervalo de 10 días entre ellos, tiempo en el que las trampas captan flores o botones que se desprenden de las inflorescencias. En consecuencia, las trampas captan cambios que ocurren dentro del mes, mientras que la observación directa solo registra lo que se encuentra en el día del censo. Podría ocurrir que una inflorescencia se produce y desaparece sin que ésta sea observada durante el censo mensual debido a que estas

usualmente duran alrededor de seis días en promedio. En el caso de las trampas, otro factor a considerar es que no todos los años los árboles están reproductivos, al parecer, hay años en que los árboles no producen flores y por esto la muestra de 13 trampas tomada en 14 meses corresponde a un número menor de árboles que han florecido durante los 18 años de monitoreo. Durante los 14 meses de estudio, en la observación directa se monitorearon 114 árboles y se encontraron 40 árboles fértiles (30%), mientras en 13 o el 34.2% de las 38 trampas que históricamente han registrado la floración de la especie hubo registros de botones o flores, entre noviembre de 2016 y enero de 2018. Las trampas al parecer registran mejor la frecuencia mensual de botones que la observación directa (Figura 3b y d), lo que se debe a que los botones que se desprenden de la inflorescencia antes de su maduración son fácilmente capturados por las trampas que además están capturando botones y otras estructuras reproductivas todo el tiempo. Se ha observado además que las abejas del género *Trigona* perforan los botones y cortan la base de la corola de las flores de *B. grandiceps* (A. Melo, observación personal), lo que contribuye al desprendimiento de botones y flores que a su vez pueden ser capturados en las trampas. En cuanto a las flores, estas son registradas de manera más frecuente por las trampas, al menos en los meses de menor floración, entre junio y octubre. Es así como los dos métodos de estudio resultan complementarios ya que cada uno ofrece cierta información que no lo hace el otro, por ejemplo, en meses cuya floración es baja, no se observaron árboles con flores, pero las trampas sí registraron floración (Figura 3b y d).

La madurez de los árboles es otro factor que puede afectar los registros de floración en ambos métodos. Se conoce que la probabilidad de encontrar un árbol reproductivo aumenta gradualmente al mismo tiempo que su diámetro (DAP) (Thomas, 1996a). Por ejemplo, en un estudio realizado en la misma área de estudio Cárate (2005) seleccionó 20 árboles de *Brownea grandiceps* con un DAP promedio de 11.52 cm, de los cuales 19 se encontraron fértiles. En el presente estudio, se incluyeron 114 árboles con un rango de 1–14. 7 cm de DAP, de los cuales solo 40 individuos estuvieron fértiles en el periodo de observación; de estos el 67.5% o 27 árboles tuvieron DAP $\geq$ 6 cm. En tanto que, 46% de los árboles más cercanos a las trampas tuvieron DAP $\geq$ 10 cm.

Un estudio realizado en Malasia encontró que hay una relación lineal positiva entre el diámetro y el número de flores producidas. Sin embargo, se notó que existen diferencias entre especies. Los resultados muestran que la producción de flores es mayor a un DAP de 7 cm, 15 cm y 50 cm en *Baccaurea parviflora*, *B. racemosa* y *B. reticulata*, respectivamente (Thomas, 1996b). Este patrón sugiere que los árboles invierten más recursos en la producción de estructuras reproductivas cuando alcanzan un tamaño cercano a su madurez. Así, el incremento en el DAP en árboles juveniles se relaciona de manera positiva con el aumento de los recursos designados en la producción de partes reproductivas. (Hirayama, Nanami, Itoh y Yamakura, 2008). En el presente estudio, los árboles con un DAP cercano a 10 cm son los que más florecen, mientras los más pequeños raramente han alcanzado la fase reproductiva y los que están alrededor de los 15 cm probablemente se encuentran en una etapa senescente y no se muestran reproductivos, más bien se esperaría que se reduzca la fijación neta de carbono y la producción de tejidos meristemáticos y la producción de flores (Meinzer, Lachenbruch y Dawson, 2011).

En relación con la intensidad de floración se debe considerar que el método de observación directa permite identificar el árbol reproductivo con precisión y contar sus inflorescencias. Esto es particularmente posible en *Brownea grandiceps*, cuyas inflorescencias son llamativas y grandes (11–20 cm de diámetro). Esta información nunca se registra en las trampas. Las trampas, por su parte, ofrecen información de la floración que es efectiva a nivel de la comunidad cuando varios cientos de éstas se localizan en áreas relativamente grandes (Chapman et al., 1994; Stevenson et al., 1998), como las 200 trampas establecidas en las 50 hectáreas del área de estudio en Yasuní. Las trampas ofrecen información de los ritmos de floración específica de cada especie (Stevenson et al., 1998; Otárola et al., 2013) pero dependen de la cercanía de los individuos a la trampa, del tamaño del árbol y de la distancia (horizontal y vertical) a la que se encuentran las flores en relación con la trampa. En el estudio, el registro de producción de flores fue mayor en las trampas cercanas al centro del árbol y especialmente a las inflorescencias (Figura 5c). Stevenson et al. (1998) sugiere que la posición de la trampa afecta el patrón en la abundancia de fructificación. En la parcela de 50 ha en la isla de Barro Colorado en Panamá (K.E. Harms, citado en Stevenson et al.

1998), se encontró que menos del 10% de los frutos y semillas de las especies, alguna vez llegaron a una trampa. En otro estudio (Chapman et al., 1994), se encontró que de 497 árboles ubicados sobre trampas o que su tronco estuvo alrededor de los 10 m de la trampa, solo el 19% de las semillas o frutos capturados pertenecieron a las especies localizadas sobre la trampa. En el presente estudio realizado con *Brownea grandiceps* se encontró que apenas el 5% de la variación en la frecuencia de captura es explicado por la distancia árbol–trampa (Figura 5a). Mientras el 17% de la variación en la intensidad de captura es explicado por la distancia inflorescencia–trampa (Figura 5c).

Una de las desventajas del método de observación directa es la estimación de la intensidad de floración (abundancia) en especies que producen flores o frutos pequeños, porque al contar estas estructuras la probabilidad de sobrestimar la producción es más alta (Chapman et al., 1992), mientras en trampas la producción se subestima, porque los animales se alimentan de flores o frutos y en otras casos se sobreestima debido a que una sola trampa que este ubicada en un sitio adecuado para captar las estructuras reproductivas puede registrar una gran cantidad de estas (Morellato et al., 2010).

En *Brownea grandiceps* se observó que el mono *Callicebus discolor* (cotoncillo rojo) se alimenta de las flores al tiempo que tira alrededor los restos de la base floral. Este evento es al parecer esporádico, pero ilustra otro de los factores que podría eventualmente influir en el registro de flores en las trampas cercanas.

6. 3 FAUNA ASOCIADA Y TASA DE VISITA

El néctar de las flores de *Brownea grandiceps* está disponible durante todo el año, especialmente en noviembre y diciembre, los meses de su máxima floración. Sin embargo, la tasa de visita de uno de sus más probables polinizadores, el colibrí; ermitaño de pico grande (*Phaetornis malaris*), fue baja en estos meses (Table 4). En ningún mes, ya sea de escasez o de abundancia de flores, se registró el comportamiento territorial típico que muestran los colibríes alrededor de su fuente de alimento, seguramente esto se debe a la abundancia y diversidad de alimentos con las que cuenta esta especie en el bosque de Yasuní. Además, parece que los colibríes territoriales se alimentan de flores pequeñas que ofrecen una cantidad reducida de alimento (Snow y Snow, 1972), mientras los ermitaños de pico grande lo hacen de flores relativamente grandes, con más alimento. En *Phaetornis guy* se ha documentado que la época de apareamiento y muda está asociada con una alta disponibilidad de flores al igual que en otros colibríes (Stiles, 1985). Estos meses que coinciden con la estación seca, se ajustan completamente con el periodo de reproducción de los colibríes (Stiles, 1980). La biología del colibrí de pico grande de Yasuní, sin embargo, es desconocida y al tratarse de un bosque no estacional, su época reproductiva podría encontrarse en cualquier temporada del año y no ser necesariamente vinculada a los periodos de mayor floración de *B. grandiceps* sino a otro periodo en el cual sus variadas fuentes alimenticias sean más abundantes.

Otro visitante registrado en *Brownea grandiceps* fue el mono *Callicebus discolor* (cotoncillo rojo), quien se alimenta de sus flores. En otro estudio se encontró que este mono también se alimenta de las flores de *Miconia napoana* (Carrillo–Bilbao et al., 2005). Las alternativas alimenticias de los monos, al igual que de otras especies de animales, se relacionan con la disponibilidad de los recursos a través del año, lo cual, a su vez se ve afectado por la estacionalidad en los bosques tropicales. Una investigación realizada en Brasil, encontró que en la época seca, en dos de cuatro especies de monos el néctar de las flores constituyen entre 29% y 32% de la dieta mensual, del mico bebeleche (*Saguinus fuscicollis avilapiresi*) y tití de mostacho (*Saguinus mystax pileatus*), respectivamente (Peres, 1994). En tanto que, en monos ardilla las flores comprenden apenas el 1.7% de su dieta durante las estación húmeda (Stone, 2007).

7. CONCLUSIONES

1. El patrón de floración de *B. grandiceps* es continuo, esto favorece su reproducción y es probablemente una de las razones por la que esta especie es muy común en el área de estudio. Al mismo tiempo, el néctar de sus flores es un recurso continuo que es aprovechado por la población de su polinizador, el colibrí ermitaño de pico grande (*Phetornis malaris*) durante todo el año.

2. Se encontró que la floración entre colina y valle en los árboles observados solo difiere en noviembre y diciembre de 2016 (periodo de mayor floración). Posiblemente porque este periodo está asociado a una menor precipitación, mayor irradiancia solar y aumentos de temperatura máxima.

3. Los periodos de mayor floración en los boques tropicales no – estacionales corresponden a la época de menor precipitación y mayor irradiancia solar. Es posible, además, que un ligero aumento en la temperatura máxima afecte el patrón de floración interanual y mensual de *Brownea grandiceps*.

3. Los métodos de observación directa y a través de trampas, proveen información general del patrón de floración, con similitudes y diferencias generadas por varios factores propios de cada metodología. Estas diferencias y semejanzas los hacen métodos complementarios para entender la fenología reproductiva de *Brownea grandiceps*.

4. El efecto de la distancia inflorescencia – trampa en la captura de flores es el aspecto más importante en la efectividad de las trampas para captar la intensidad de la floración.

5. Se sugiere que en los bosques tropicales se debería estudiar de manera detallada la interacción colibrí – planta, para entender la estructura y organización de este tipo de interacciones y el rol que cumplen en mantener la organización de la comunidad. Se debe evaluar, además, el efecto del consumo de flores en el éxito reproductivo de *Brownea grandiceps* y su influencia en la estructura poblacional de esta especie.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aguilar, Z. (2004). Flowering on community level in a Terra Firme Forest in Ecuadorian Amazon . *Lyonia*, *7*(December), 8.

Arroyo, K. (1981). Arroyo 1981a Raven.pdf. In R. P. . Polhill, R.M (Ed.), *Advances in Legume Systematics* (p. 48). Santiago de Chile.

Augspurger, C. K. (1983). Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, *15*(4), 257–267.

Bawa, K. S., y Ng, F. S. P. (1990). Phenology—commentary. *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*, *7*.

Brearley, F. Q., Proctor, J., Nagy, L., Dalrymple, G., y VOYSEY, B. C. (2007). Reproductive phenology over a 10- year period in a lowland evergreen rain forest of central Borneo. *Journal of Ecology*, *95*(4), 828–839.

Cañadas Cruz, L. (1983). Mapa bioclimático y ecológico del Ecuador. In *Mapa bioclimático y ecológico del Ecuador* (p. 210). Banco Central del Ecuador.

Cárate, D. (2005). *Ciclos fenológicos y producción de frutos de quince especies de árboles dentro de una parcela de una hectárea en el Parque Nacional Yasuní. Amazonía Ecuatoriana*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Carrillo-Bilbao, G., Di Fiore, A., y Fernández-Duque, E. (2005). Dieta, Forrajeo y Presupuesto de Tiempo en Cotoncillos (Callicebus discolor) del Parque Nacional Yasuní en la Amazonia Ecuatoriana. *Neotropical Primates*, *13*(2), 7–11. http://doi.org/10.1896/1413-4705.13.2.7

Chapman, C. A., Chapman, L. J., Wangham, R., Hunt, K., Gebo, D., y Gardner, L. (1992). Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica*, *24*(4), 527–531. http://doi.org/10.2307/2389015

Chapman, C. A., Wrangham, R., y Chapman, L. J. (1994). Indices of habitat-wide fruit abundance in tropical forest. *Biotropica*, *26*(2), 160–171.

Clark, D. A. (2004). Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *359*(1443), 477–491. http://doi.org/10.1098/rstb.2003.1426

Clutton- Brock, T. H., y Harvey, P. H. (1977). Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology*, *183*(1), 1–39.

Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of Populations*, *298*, 312.

Corlett, R. T. (1992). The ecological transformation of Singapore, 1819-1990. *Journal of Biogeography*, 411–420.

Corlett, R. T., y Lafrankie, J. V. (1998). Potential impacts of climate change on tropical Asian forests through an influence on phenology. *Climatic Change*, *39*(2–3), 439–453.

Croat, T. B. (1975). Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica*, *7*(4), 270–277.

Cronk, Q., y Ojeda, I. (2008). Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of Experimental Botany*, *59*(4), 715–727. http://doi.org/10.1093/jxb/ern009

Erskine, C. F. (1973). Landslides in the Vicinity of the Fort Randall Reservoir, South Dakota. In *Geological Survey professional paper* (Vol. 675). US Government Printing Office.

Gentry, A. H. (1982). Patterns of neotropical plant species diversity. In *Evolutionary biology* (pp. 1–84). Springer.

Gentry, A. H. (1992). Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*, *63*(1), 19–28.

Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species- richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, *52*(1), 107–145.

Hirayama, D., Nanami, S., Itoh, A., y Yamakura, T. (2008). Individual resource allocation to vegetative growth and reproduction in subgenus Cyclobalanopsis (Quercus, Fagaceae) trees. *Ecological Research*, *23*(2), 451–458. http://doi.org/10.1007/s11284-007-0398-4

Hudson, P. J., y Sugden, A. M. (1984). Inflorescence production by Brownea rosa- de-monte (Leguminosae) and feeding behaviour of the Long- tailed Hermit Phaethornis superciliosus. *Ibis*, *126*(3), 416–420.

Janzen, D. H. (1967). Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, *21*(3), 620–637.

Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, *104*(940), 501–528.

Jaramillo, Jaime; De Vries, T. (2002). *Estudio de flora y fauna en el bloque 31, Parque Nacional Yasuní.* Quito, Ecuador.

Lanna, L. L., de Azevedo, C. S., Claudino, R. M., Oliveira, R., y Antonini, Y. (2017). Feeding behavior by hummingbirds (Aves: Trochilidae) in artificial food patches in an Atlantic Forest remnant in southeastern Brazil. *Zoologia*, *34*, 1–9. http://doi.org/10.3897/zoologia.34.e13228

Liu, X., Liang, M., Etienne, R. S., Wang, Y., Staehelin, C., y Yu, S. (2012). Experimental evidence for a phylogenetic Janzen–Connell effect in a subtropical forest. *Ecology Letters*, *15*(2), 111–118.

MacArthur, R. H. (1972). *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press.

McDade, L. A. (1994). *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press.

Medway, Lord. (1972). Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biological Journal of the Linnean Society*, *4*(2), 117–146.

Meinzer, F. C., Lachenbruch, B., y Dawson, T. E. (2011). *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*. *Springer Science+Business Media*. http://doi.org/DOI 10.1007/978-94-007-1242-3

Morellato, L. P. C., Camargo, M. G. G., Fernanda, F. D., Luize, B. G., Mantovani, A., y Hudson, I. L. (2010). The influence of sampling method, sample size, and frequency of observations on plant phenological patterns and interpretation in tropical forest trees. In *Phenological research* (pp. 99–121). Springer.

Nepstad, D. C., Tohver, I. M., Ray, D., Moutinho, P., y Cardinot, G. (2007). Mortality of Large Trees and Lianas following Experimental Drought in an Amazon Forest Published by : Ecological Society of America MORTALITY OF LARGE TREES AND LIANAS FOLLOWING EXPERIMENTAL DROUGHT IN AN AMAZON FOREST. *Ecology*, *88*(9), 2259–2269.

Newstrom, L. E., Frankie, G. W., y Baker, H. G. (1994). A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 141–159.

Newstrom, L. E., Frankie, G. W., Baker, H. G., y Colwell, R. K. (1994). Diversity of long-term flowering patterns. In *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. University of Chicago Press, Chicago* (pp. 142–160).

Ng, F. S. P. (1988). *Forest tree biology*. *Key Environments: Malaysia*. Pergamon Press Oxford.

Numata, S., Yasuda, M., Okuda, T., Kachi, N., y Noor, N. S. M. (2003). Temporal and spatial patterns of mass flowerings on the Malay Peninsula. *American Journal of Botany*, *90*(7), 1025–1031. http://doi.org/10.3732/ajb.90.7.1025

Otárola, M. F., Sazima, M., y Solferini, V. N. (2013). Tree size and its relationship with flowering phenology and reproductive output in Wild Nutmeg trees. *Ecology and Evolution*, *3*(10), 3536–3544. http://doi.org/10.1002/ece3.742

Pau, S., Wolkovich, E. M., Cook, B. I., Nytch, C. J., Regetz, J., Zimmerman, J. K., y Joseph Wright, S. (2013). Clouds and temperature drive dynamic changes in tropical flower production. *Nature Climate Change*, *3*(9), 838–842.

http://doi.org/10.1038/nclimate1934

Peres, C. A. (1994). Primate Responses to Phenological Changes in an Amazonian Terra Firme Forest. *Biotropica*, *26*(1), 98–112.

Pérez, Á. J., Hernández, C., Romero-Saltos, H., y Valencia, R. (2014). *Árboles emblemáticos de Yasuní: Ecuador 337 especies*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Pérez, Á. J., Klitgård, B. B., Saslis-Lagoudakis, C., y Valencia, R. (2013). Brownea jaramilloi (Leguminosae: Caesalpinioideae), a new, over-looked species endemic to the Ecuadorian Amazon. *Kew Bulletin*, *68*(1), 157–162.

Rathcke, B., y Lacey, E. P. (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *16*(1), 179–214.

Sakai, S., Harrison, R. D., Momose, K., Kuraji, K., Nagamasu, H., Yasunari, T., y Nakashizuka, T. (2006). Irregular droughts trigger mass flowering in aseasonal tropical forests in Asia. *American Journal of Botany*, *93*(8), 1134–1139. http://doi.org/doi: 10.3732/ajb.93.8.1134

Sierra, M. (1999). *Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental*. Proyecto Inefan/Gef-Birf y Ecociencia.

Snow, B. Y. B. K., y Snow, D. W. (1972). Feeding Niches of Hummingbirds in a Trinidad Valley Author (s): Barbara K . Snow and D . W . Snow Published by : British Ecological Society Stable URL : http://www.jstor.org/stable/3481. *Animal Ecology*, *41*(2), 471–485.

Stevenson, P. R. (2004). PHENOLOGICAL PATTERNS OF WOODY VEGETATION AT TINIGUA PARK, COLOMBIA: METHODOLOGICAL COMPARISONS WITH EMPHASIS ON FRUIT PRODUCTION/Patrones fenológicos de vegetación leñosa en el Parque Tinigua, Colombia: comparaciones metodológicas con énfasis en la producción de frutos. *Caldasia*, *26*(1), 125–150. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/23641790

Stevenson, P. R., Quiñones, M. J., y Ahumada, J. A. (1998). Annual variation in fruiting pattern using two different methods in a lowland tropical forest, Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica*, *30*(1), 129–134.

Stiles, F. G. (1980). The annual cycles in a tropical wet forest hummingird community. *Ibis*, *122*(3), 322–343.

Stiles, F. G. (1985). Seasonal Patterns and Coevolution in the Hummingbird-Flower Community of a Costa Rican Subtropical Forest. *Ornithological Monographs*, *122*(36), 757–787.

Stone, A. I. (2007). Response to novel food and the role of social influences in Common Marmosets (Callithrix jacchus) and Goeldi's Monkeys (Callimico goeldii). *American Journal of Primatology*, *1222*(11), 1210–1222. http://doi.org/10.1002/ajp

Ter Steege, H., Sabatier, D., Castellanos, H., Van Andel, T., Duivenvoorden, J., de Oliveira, A. A., y Mori, S. (2000). An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology*, *16*(6), 801–828.

Thomas, S. C. (1996). Relative Size at Onset of Maturity in Rain Forest Trees : A Comparative Analysis of 37 Malaysian Species. *Oikos*, *76*(1), 145–154.

Thomas, S. C. (1996). Reproductive allometry in Malaysian rain forest trees: Biomechanics versus optimal allocation. *Evolutionary Ecology*, *10*(5), 517–530. http://doi.org/10.1007/BF01237882

Tirira, D. (1999). *Mamíferos del Ecuador (Vol. 2). Museo de Zoología, Centro de Biodiversidad y Ambiente, Pontificia Universidad Católica del Ecuador*. (de V. T. Coloma, Luis, Onore Giovanni, Ed.) (Vol. 2). Quito, Ecuador: Museo de Zoología, Centro de Biodiversidad y Ambiente, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Tutin, C. E. G., y Fernandez, M. (1993). Relationships between minimum temperature and fruit production in some tropical forest trees in Gabon. *Journal of Tropical Ecology*, *9*(2), 241–248.

Valencia, R., Condit, R., Foster, R. B., Romoleroux, K., Villa Munoz, G., Svenning, J. C., y Balslev, H. (2004). Yasuni forest dynamics plot, Ecuador. *Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a Large-Scale Plot Network*, 609–620.

Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J. C., Hernández, C., y Balslev, H. (2004). Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: Large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, *92*(2), 214–229. http://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00876.x

Van Schaik, C. P. (1986). Phenological changes in a Sumatran rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, *2*(4), 327–347.

van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., y Wright, S. J. (1993). The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *24*(1), 353–377.

Wright, S. J., y Calderón, O. (2006). Seasonal, El Nino and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology Letters*, *9*(1), 35–44. http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00851.x

Wright, S. J., y Van Schaik, C. P. (1994). Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist*, *143*(1), 192–199.

Zimmerman, J. K., Wright, S. J., Calder, O., Pagan, M. A., Paton, S., Zimmerman, J. K., y Al, E. T. (2007). Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests : the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology*, *23*, 231–251. http://doi.org/10.1017/S0266467406003890

9. FIGURAS

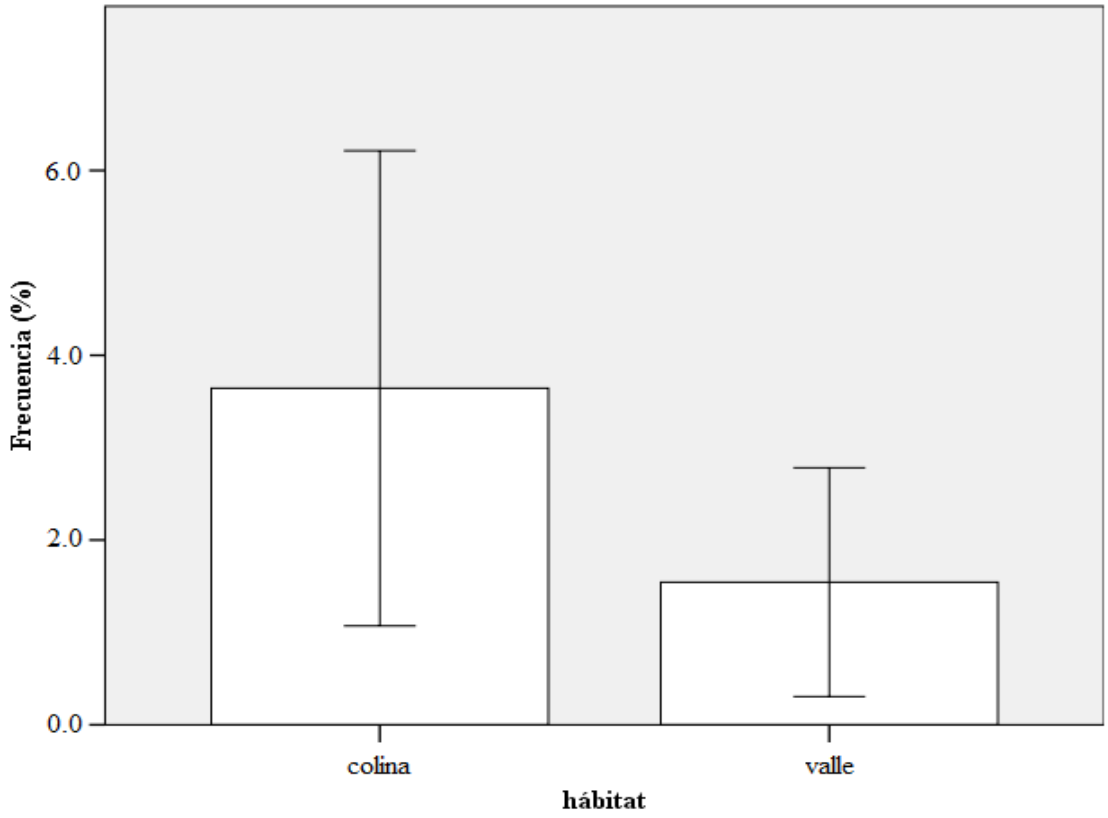


Figura 1. Registros de floración (botones + flores) en 38 trampas, y 237 censos entre 2000 – 2017 en la parcela de 50 ha en el parque nacional Yasuní. El número de trampas en la parcela de 50 ha está distribuido 25 en colina, 12 en valle y una en pantano. La frecuencia (%) de registros por censo es el promedio de registros de 25 y 12 trampas ubicadas en colina y valle, respectivamente. Las barras verticales corresponden al 95% de los límites de confianza.

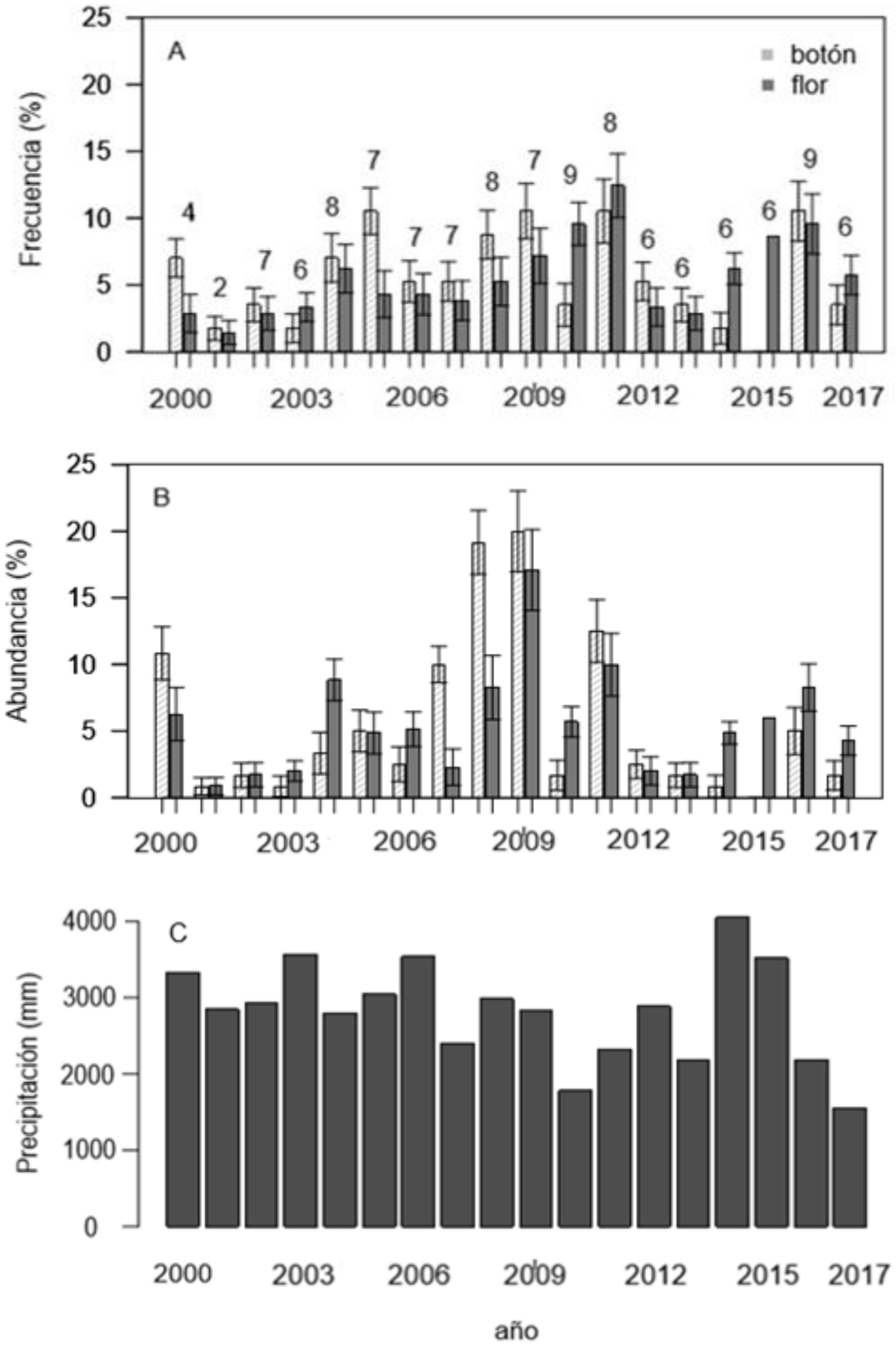


Figura 2. Floración (botones y flores) registrada en 38 trampas entre 2000 – 2017 en el periodo de estudio. A, frecuencia relativa de botones y flores; B, abundancia relativa de botones y flores; C, Precipitación interanual. Las barras verticales corresponden al 95% de los límites de confianza; el número sobre las barras verticales corresponden al número de meses.

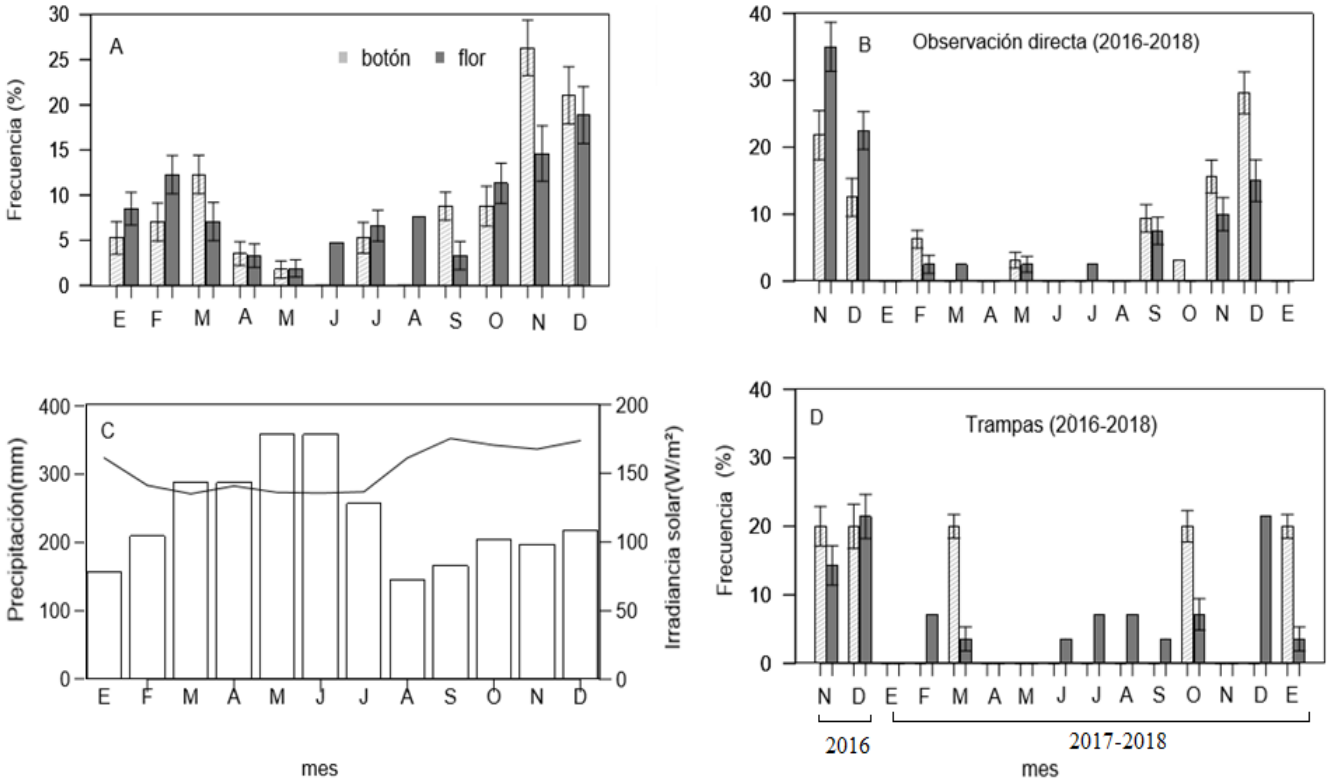


Figura 3. Frecuencia de floración (botones + flores) y patrón de precipitación e irradiancia solar entre 2000 – 2017. **A**, frecuencia de floración mensual (botones + flores) registrada en 38 trampas; **B**, floración registrada en 40 individuos observados en flores y botones; **C,** precipitación (barras) e irradiancia solar (línea), promedios de 18 años; **D**, floración registrada en 13 trampas. Las barras verticales corresponden al 95% de los límites de confianza.

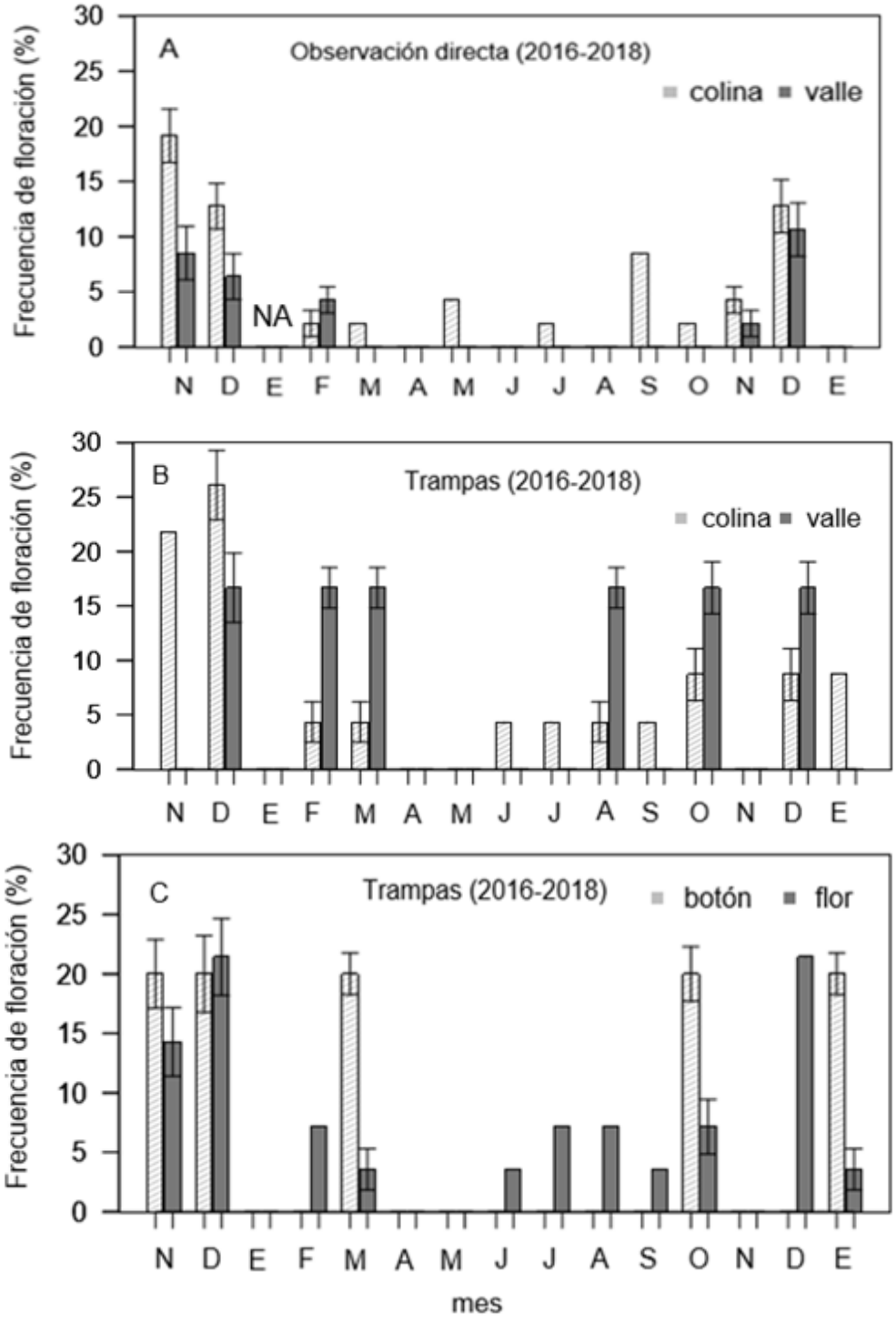


Figura 4. Frecuencia de floración (registros de botones y flores) registrado en colina y valle desde noviembre de 2016 – enero de 2018. **A**, observación directa de 35 individuos, ubicados 20 en colina y 15 en valle; NA, no se realizaron observaciones; **B**, frecuencia de floración mensual en 13 trampas establecidas en colina (11 trampas) y valle (2 trampas); **C**, frecuencia de floración en 13 trampas desglosadas en botones y flores. Las barras verticales corresponden al 95% de los límites de confianza.

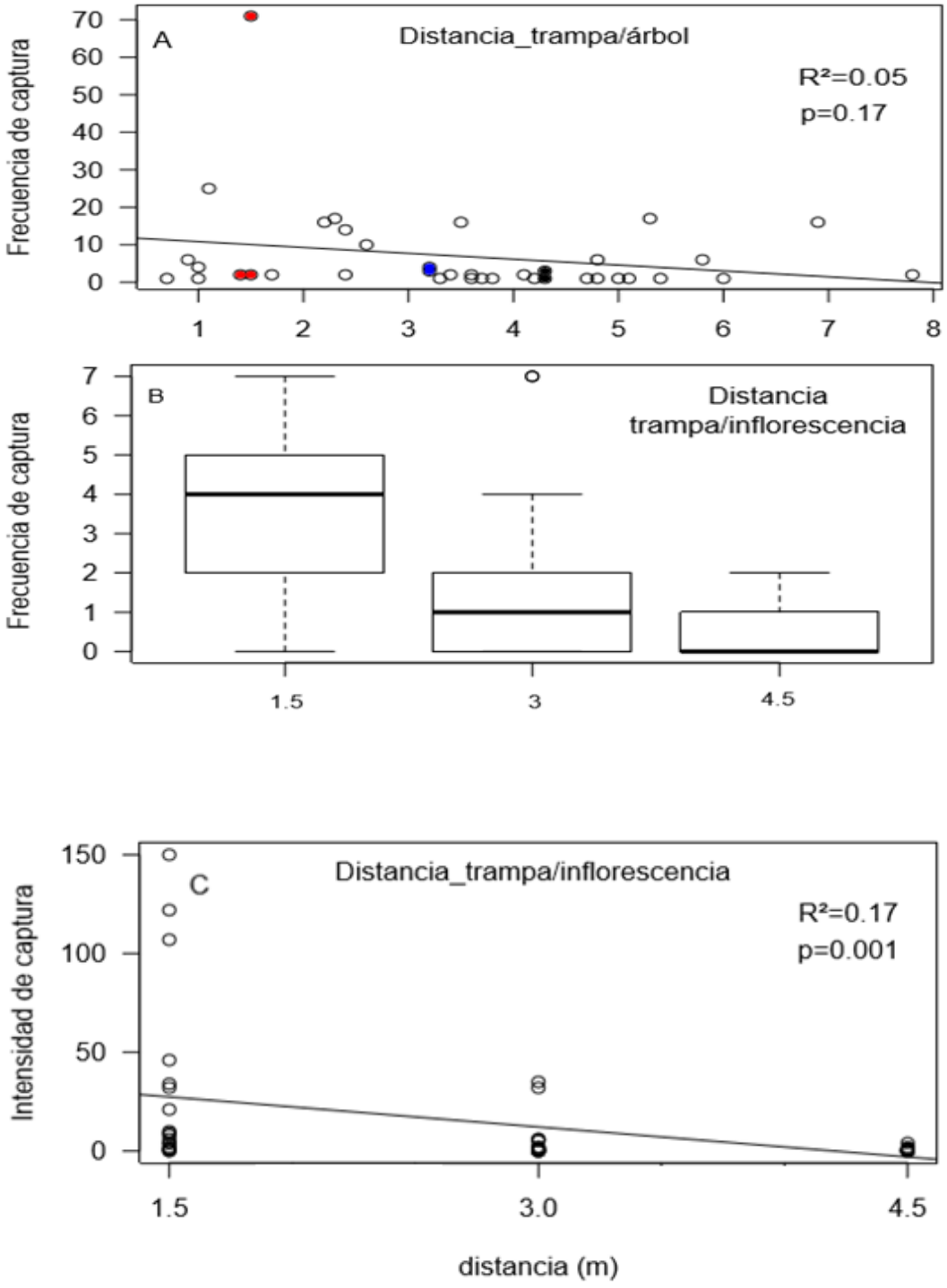


Figura 5. Captura de flores en función de la distancia. **A**, número de flores, botones o sus partes capturados por 38 trampas en 237 censos (desde 2000 hasta 2017), los puntos rojos representan la frecuencia de captura entre 1.4 – 1.5 m, azul, 3.2 m y negro 4.3 m; **B**, número de flores, botones o sus partes capturadas por 54 trampas en un solo censo; **C**, la intensidad de floración en 54 trampas.

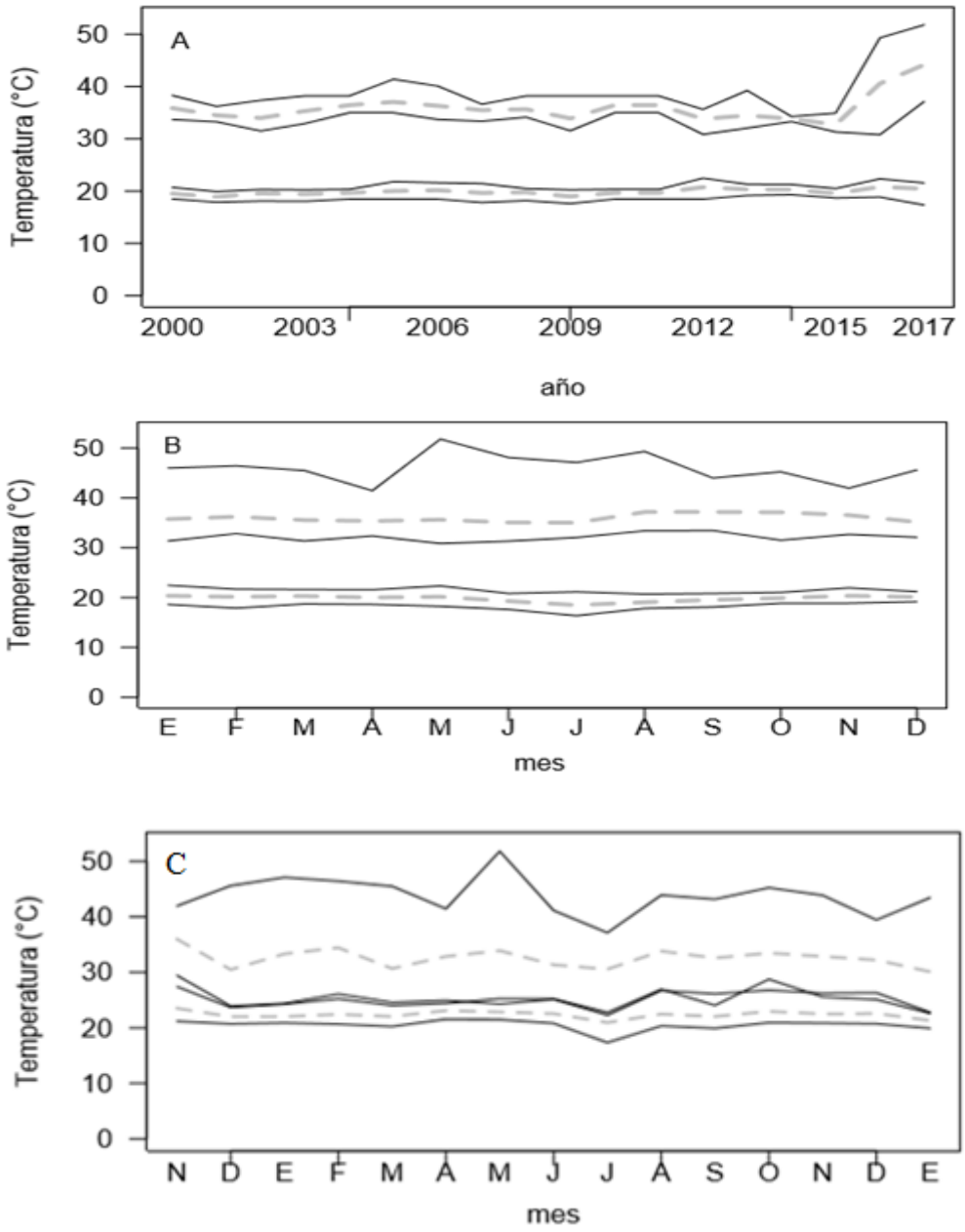


Figura 6. Temperatura promedio anual calculada con datos tomados de la Estación Científica Yasuní entre 2000 – 2017. **A**, promedio (línea entrecortada), máximas y mínimas interanuales; **B**, promedio (línea entrecortada), máximas y mínimas mensuales de 18 años de estudio; **C**, promedio (línea entrecortada), máximas y mínimas entre noviembre de 2016 y enero de 2018.

10. TABLAS

Tabla 1. Individuos de *Brownea grandiceps* seleccionados al azar para la observación directa de su floración, en el bosque de tierra firme de la parcela de 50 ha. La densidad por hectárea corresponde a valores absolutos encontrados en las 50 ha.

	colina	**valle**	p**antano**
Individuos muestreados	47	62	5
DAP promedio rango (mm)	64.4 (10 – 147)	45.0 (10 – 135)	68.6 (42 – 105)
Individuos por hectárea	92.5	105.0	97.1

Tabla 2. Prueba de Friedman para determinar las diferencias entre los tratamientos (distancias) desde las trampas hasta las inflorescencia en una muestra de 6 árboles.

Rangos

	Rango promedio
Tratamiento1	3.00
Tratamiento 2	1.83
Tratamiento 3	1.17

Estadísticos de contraste

N	6
Chi – cuadrado	10.333
gl	2
Sig. asintót.	0.006

N, muestra; gl, grados de libertad; Sig. asintót, siginificación estadística.

Tabla 3. Matriz de correlaciones entre floración interanual y factores climáticos. En negrilla los valores significativos (p<0.05).

	Máxima de temperatura máxima (°C)	**Mínima de temperatura mínima (°C)**	**Frecuencia (%) botones y flores**
Precipitación (mm)	**-0.59**	0.33	-0.35
Frecuencia (%) botones y flores	0.36	0.02	
Mínima de temperatura mínima (°C)	-0.26		

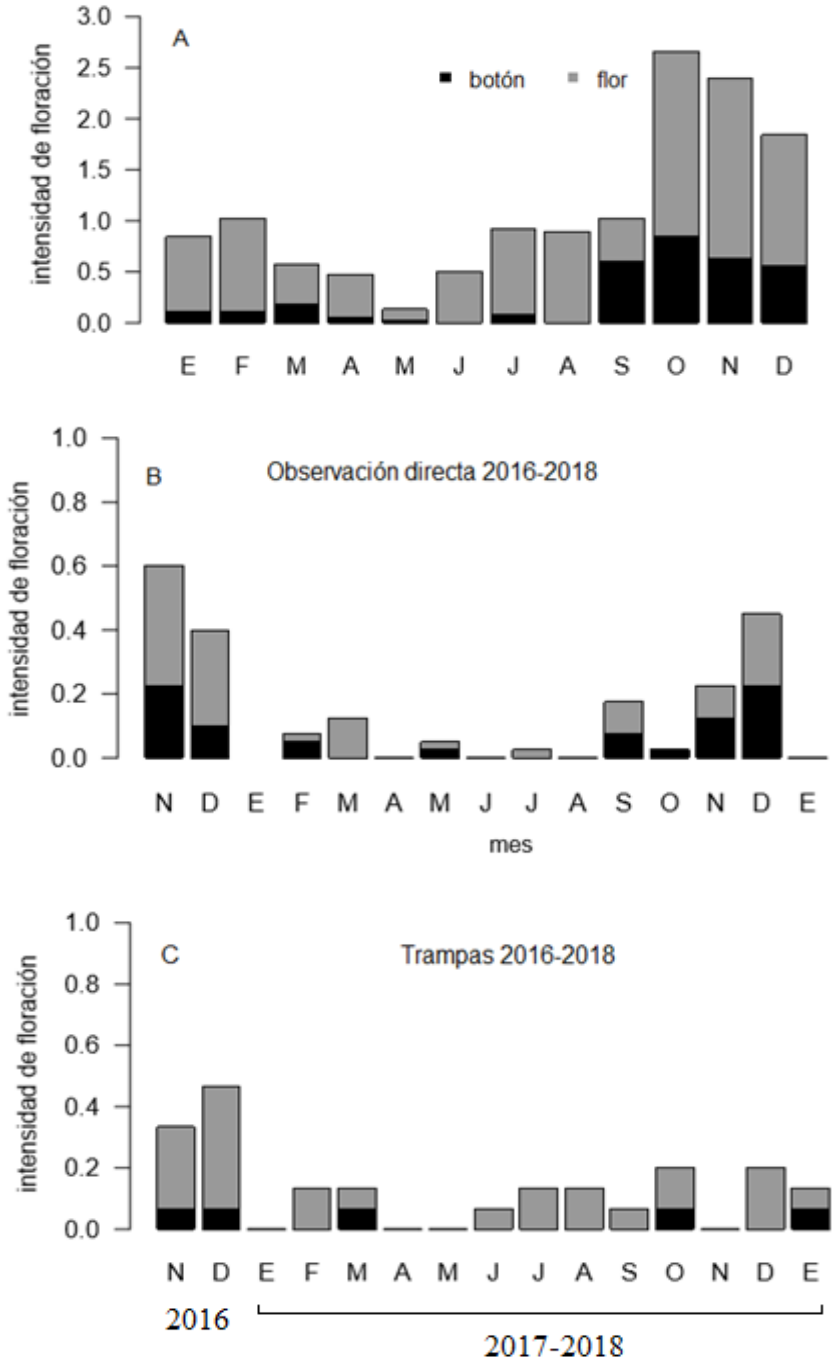
Tabla 4. Matriz de correlaciones entre floración anual y factores climáticos. En negrilla los valores significativos (p<0.05).

	Máxima de temperatura máxima (°C)	**Mínima de temperatura mínima (°C)**	**Irradiancia solar** W/m^2	**Frecuencia (%) botones y flores**
Precipitación (mm)	0.33	-0.18	**-0.77**	-0.42
Máxima de temperatura máxima (°C)		**-0.49**	-0.36	-0.39
Mínima de temperatura mínima (°C)			0.50	0.57
Irradiancia solar W/m^2				0.55

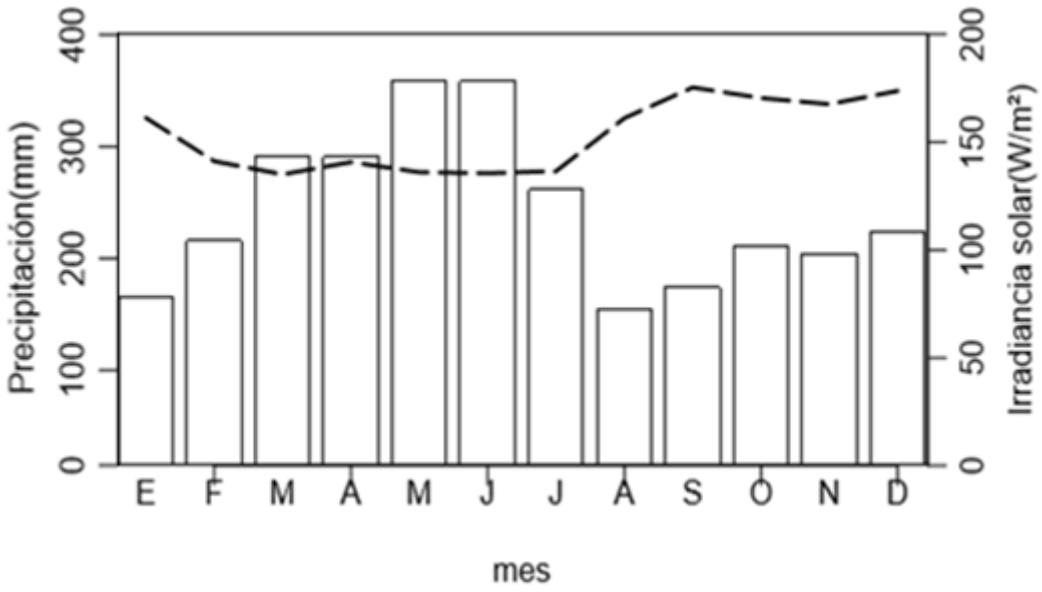
Tabla 5. Tasa de visita de *Phaetornis malaris* calculado en 10 árboles de *Brownea grandiceps* seleccionados. El tamaño de muestra, (flores por hora de grabación); cada inflorescencia tuvo en promedio 59 flores.

	mes				
	noviembre	mayo	julio	agosto	diciembre
flores por hora	4.43	7.8	5.9	1.4	1.9
tasa de visita (visitas/flor/hora)	0.79	3.12	2.84	1.1	0.79

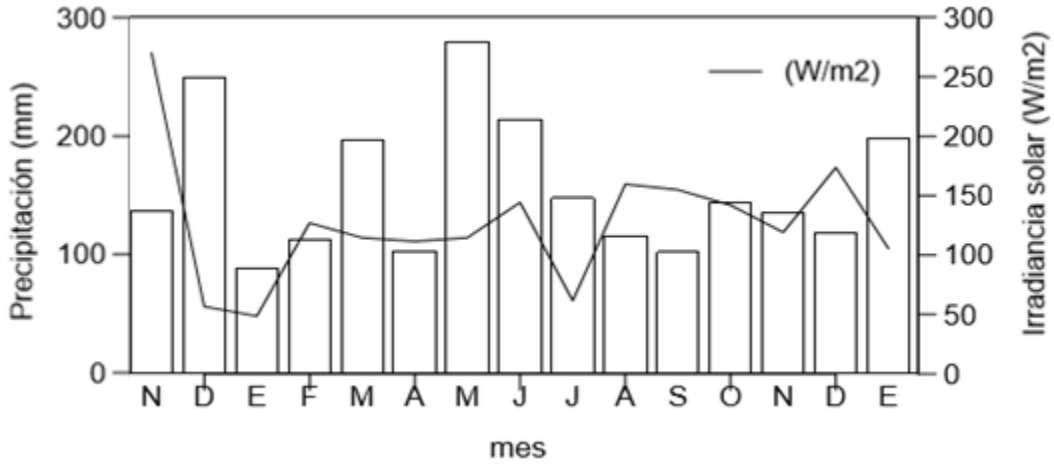
11. ANEXOS



Anexo 1. Intensidad de floración (promedio de abundancia mensual de botones y flores). A, en trampas, entre 2000 – 2017, la abundancia se registró en valores de 0 y 1 en escala logarítmica y fue transformado en su antilogaritmo para obtener el límite inferior de cada uno, 1 y 10, respectivamente; B, en observación directa la abundancia se anotó en número de botones y flores por individuo, en un total de 40 individuos; C, registros de floración (botones y flores) en 13 trampas entre noviembre de 2016 – enero de 2018.



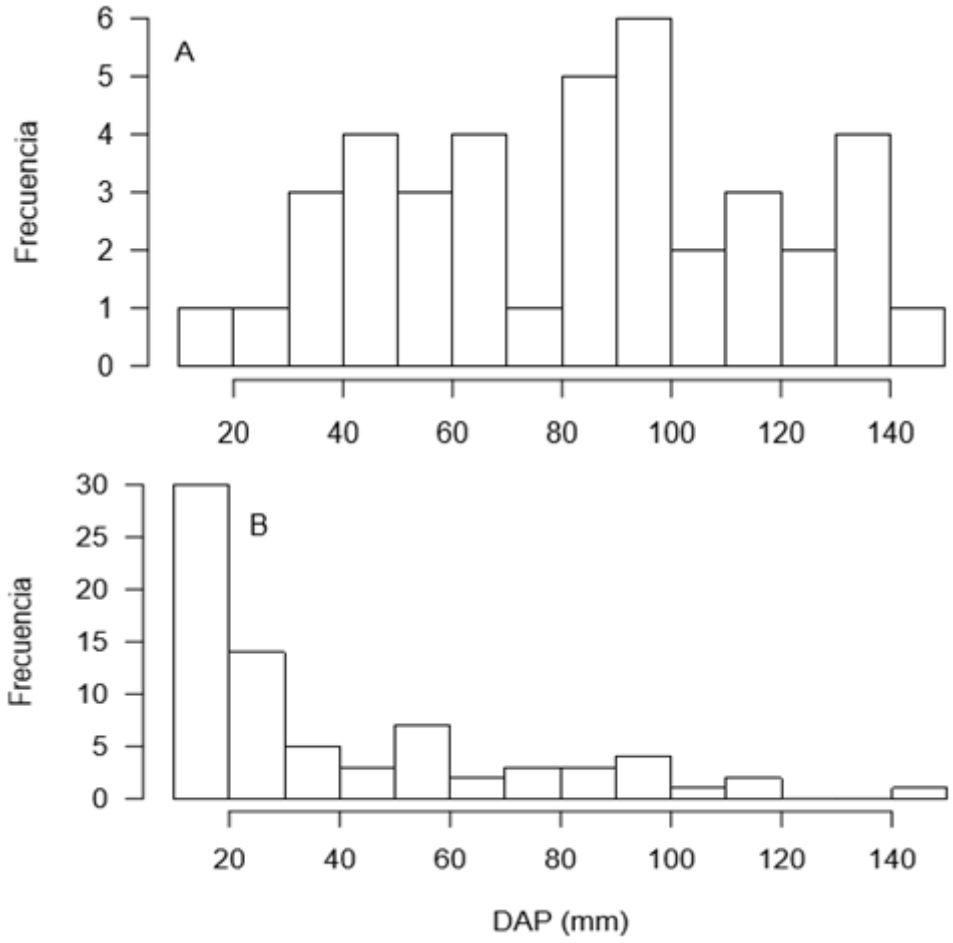
Anexo 2. Precipitación e irradiancia solar entre el año 2000 – 2017, en el parque nacional Yasuní. La media anual de precipitación e irradiancia solar es: 2.820 mm (± 656.39) y 1.291 W/m^2 (± 561.36 W/m^2), respectivamente. Las barras representan la precipitación y la línea entrecortada la irradiancia.



Anexo 3. Precipitación e irradiancia solar entre noviembre de 2016 – diciembre de 2017 en el parque nacional Yasuní. El promedio mensual se calculó con los datos tomados diariamente en la Estación Científica Yasuní.

Anexo 4. Efecto de la distancia entre la trampa y la inflorescencia en la captura de flores. Se muestra el hábitat de cada árbol, el diámetro (DAP), la altura hasta la inflorescencia (H) y los días de muestreo en cada árbol, en donde se establecieron 9 trampas para medir el efecto de la distancia desde las trampas hasta las inflorescencias, en la captura de flores, botones o sus partes.

Árbol Nº	**Hábitat**	**DAP[mm]**	**Nº de inflorescencias**	**Nº de botones**	**H hasta la inflorescencia [m]**	**Días de muestreo**
1	colina	129	1	2	10	3
2	colina	103	1	0	10.7	**7**
3	colina	143	5	1	12	**7**
5	colina	127.5	3	0	7.46	**7**
			1	0	9.12	
6	colina	99	1	0	9.42	**7**
			1	0	10.8	
7	valle	134	1	0	11.8	6



Anexo 5. Histograma de la distribución de las frecuencias de individuos observados de *B. grandiceps* por diámetro. A, total de individuos fértiles (40); B, total de individuos infértiles (74).